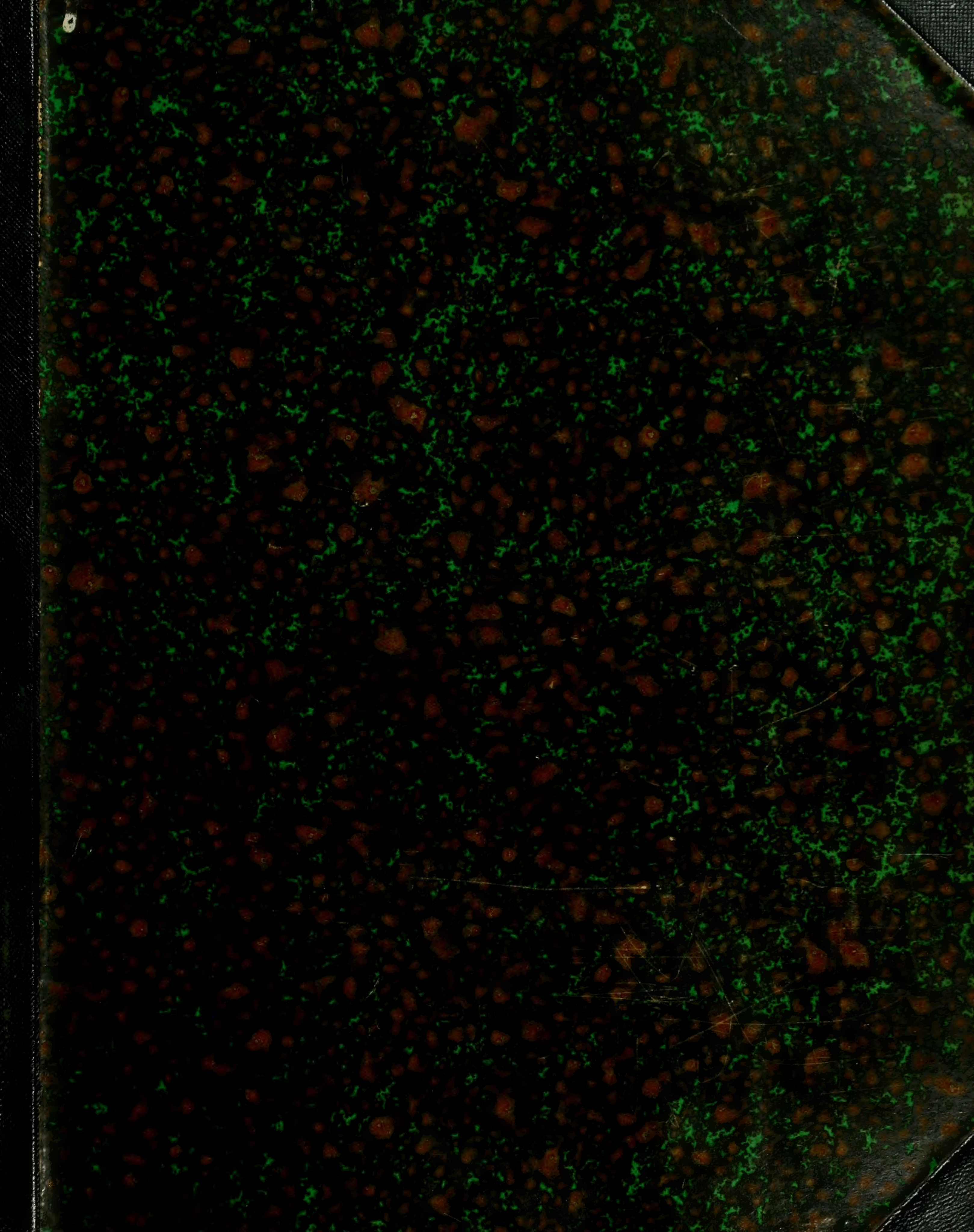


ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

dem Gesamtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Dr. Carl Chun in Leipzig.

Siebzehnter Band.

1903—1906.

STUTTGART.

E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung (E. Nägele).

1906.

Alle Rechte vorbehalten.

Druck von Carl Rembold, Heilbronn a. N.

PRINTED IN GERMANY

Inhalt.

24183

ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

dem Gesamtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Dr. Carl Chun in Leipzig.

Heft 40.

Die

Geschichte der T-Riesen von Ascaris megalocephala

als Grundlage zu einer Entwickelungsmechanik dieser Spezies

von

Otto zur Strassen.

Mit 5 Tafeln und 99 Textabbildungen.

STUTTGART.

E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung (E. Nägele).

1906.

Die Geschichte der T-Riesen

von

Ascaris megalocephala

als

Grundlage zu einer Entwickelungsmechanik dieser Spezies

von

Otto zur Strassen.

Mit 5 Tafeln und 99 Textabbildungen.



STUTTGART.
E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung (E. Nägele).
1906.

Alle Rechte vorbehalten.

Druck von Carl Rembold, Heilbronn a. N.

Wilhelm Roux

gewidmet.

Einleitung.

1.

Ascaris megalocephala könnte ein klassisches Objekt der Entwickelungsmechanik sein. An äusseren Vorzügen: Leichtigkeit der Beschaffung und Verwendung ihrer Eier steht sie den vielbenutzten Lurchen und Echinodermen gewiss nicht nach, übertrifft sie aber darin, dass das Thatsächliche ihrer typischen Ontogenese von den Reifungs- und Befruchtungsvorgängen an bis hoch hinauf in die morphologische Differenzierung des Furchungsmaterials in weit grösserer Vollständigkeit als bei jenen — vor Allem durch Boveris Verdienst — bekannt geworden ist. Dazu kommt, dass in der Entwickelungsgeschichte des Pferdespulwurms besondere Züge enthalten sind, deren Gegenwart die Fragestellung erweitert und eine entsprechende Vielseitigkeit der vom Experiment zu gebenden Aufschlüsse erhoffen lässt. Ich denke hierbei an das Auftreten zweier spiegelbildlich gleichen Entwickelungstypen (zur Strassen; '96a), ferner an die wohlbekannte Zwiespältigkeit der Art in Bezug auf die Chromosomenzahl und vor allen Dingen an die von Boveri entdeckte sinnenfällige Scheidung der Keimbahn vom Soma durch Kerndiminution.

Wenn trotz alledem Ascaris megalocephala bisher kaum Verwendung zu entwickelungsmechanischen Versuchen gefunden hat, so liegt das daran, dass gerade die beliebtesten Experimente bei unserem Wurme nicht zu wiederholen sind. Man kann weder einzelne Blastomere töten, noch sie durch Schütteln isolieren, noch lässt sich durch Druck eine Deformation des Furchungskomplexes herbeiführen, die das Material in abnorme gegenseitige Lage bringt. Alles das wird durch die Festigkeit der engen kugelförmigen Schale unmöglich gemacht. Und bringt man diese Schale durch heftigen Druck zum Platzen, so sieht man den Inhalt bei der Berührung mit dem umgebenden Medium unweigerlich zu Grunde gehen.

So scheint es, als ob eine Reihe besonders wichtiger kausaler Fragen für Ascaris überhaupt nicht zu lösen wären. Ein eigentümlicher Umweg führt uns dennoch zum Ziel.

In früheren Arbeiten ('96b, '98) habe ich Ausführliches über die merkwürdigen, aus Verschmelzung von Einzeleiern hervorgegangenen Rieseneier von Ascaris und ihr Schicksal mitgeteilt. Ich zeigte, dass diese schon von Carnoy gesehenen, von Sala ('96) zuerst richtig

aufgefassten Gebilde einer Entwickelung fähig sind, und zwar unter Umständen — nämlich wenn ein Doppelei von einem einzigen Spermatosom befruchtet wurde und darum auch mit einem einzigen Centrosomenpaar in die Teilung tritt —, einer typischen Entwickelung. Die Ontogenesis solcher „echten Riesen" stellt in der That in allen wesentlichen Punkten das getreue, nur vergrösserte Abbild der normalen dar, von den ersten Teilungen und der Diminution der Kerne an bis zum endlichen Resultat, dem frei beweglichen Embryo von typischem Aufbau, aber doppelter Grösse. Und wir dürfen, denke ich, nicht zweifeln, dass der völligen Gleichheit des formalen Ablaufs eine Übereinstimmung der kausalen Verhältnisse innerhalb beider Entwickelungsformen entspricht.

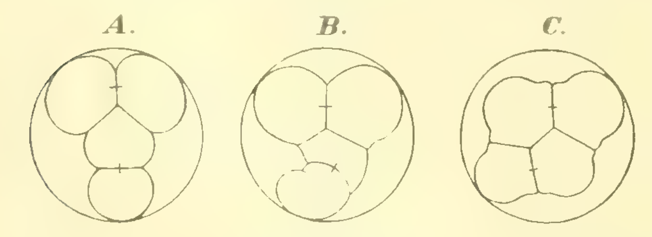
Wenn dies aber der Fall ist, so steht es uns offenbar frei, Erfahrungen, die an der einen Kategorie gewonnen werden, auf die andere zu übertragen, — an „echten Riesen" zu experimentieren, wenn wir ursächliche Beziehungen in der normalen Entwickelung von Ascaris erforschen möchten.

Nun zeigt es sich, dass die Riesenembryonen einer entwickelungsmechanischen Fragestellung gegenüber gar nicht so spröde sind. Nicht als ob ihre Schale weniger resistent wäre als die der normalen Eier, oder etwa sich ohne Gefahr für den lebendigen Inhalt entfernen liesse, — das nicht. Aber die Gestalt der Riesenschale ist nicht, wie dort, ausschliesslich die monotone kugelrunde, sondern sie zeigt aus Gründen, die in ihrer Entstehungsgeschichte liegen, eine reiche Musterkarte von Umrissen, die von der reinen Kugelgestalt durch ellipsoidal gestreckte Formen hindurch alle Übergänge zu tief sanduhrförmig eingeschnürten Doppelschalen enthalten kann. In dieser Auswahl aber bieten sich uns ganz von selbst solche Deformationen dar, wie sie künstlich herbeizuführen uns vielleicht wünschenswert erschien, um in den Entwickelungsgang des eingeschlossenen Embryo in bestimmter Weise einzugreifen.

Es lag natürlich nahe, hieraus Vorteil zu ziehen. Der Zufall experimentierte für mich, — ich suchte die für meine besonderen Zwecke geeigneten Riesen aus und beobachtete, was geschah. So verdanke ich es wieder der ausserordentlichen Gunst des Objektes, wenn ich im Folgenden über die Wirkung einer Verlagerung der Blastomere und über die Entwickelung isolierter Furchungszellen von Ascaris berichten kann.

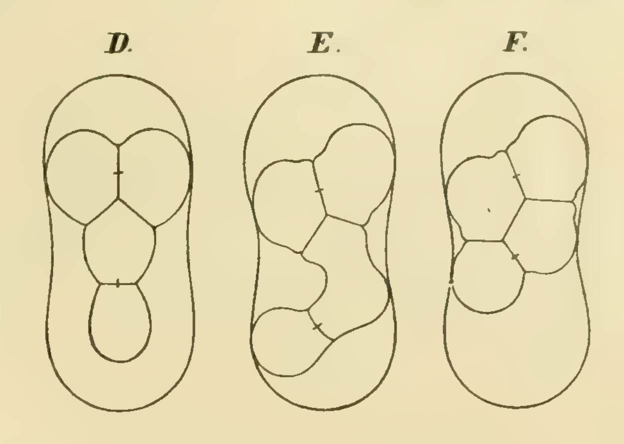
2.

Das vierzellige Stadium hat bei seiner ersten Entstehung die Form eines T (Fig. A). Dadurch, dass der senkrecht herabhängende Stamm eine Schwenkung ausführt, die seine unterste Zelle mit dem querliegenden Blastomerenpaar in Berührung bringt (Fig. B—C), wird das T-förmige in ein rhombisches Arrangement verwandelt, eine Bewegung, die im Raume einer kuglichen Schale — sei es normaler oder doppelter Grösse — ohne Hemmnis von statten geht.



Liegt aber ein vierzelliger „echter" Riese in einer langgestreckten, wohl gar in der Mitte ringförmig eingezogenen Schale, so wird derselbe bei dem Bestreben, sein unteres Zellenpaar

in Querstellung zu bringen, einem mehr oder minder erheblichen Widerstande begegnen (Fig. D—F). Und es ist überraschend, dass in solchen Fällen, selbst bei kräftig eingeschnürten Sanduhrschalen, dennoch das vorgeschriebene rhombische Arrangement der Zellen herbeigeführt werden kann, wie ich das früher ('98a) beschrieben habe.



Allein es lag die Vermutung nahe, dass es für die Fähigkeit der Riesen, den Typus durchzusetzen, eine Grenze geben werde. Vielleicht brauchte die Enge der Einschnürung nur um ein geringes bedeutender, oder der Embryo etwas weniger lebens- und entwickelungskräftig zu sein, so konnte dadurch die typische Orientierung zum Rhombus wohl vereitelt werden. Wenn dies wirklich geschah, und der Embryo sich dennoch fortentwickelte, so war die Aufgabe, das Furchungsmaterial künstlich durcheinander zu bringen, gelöst.

Ich suchte also nach echten Riesen mit möglichst stark eingeschnürter Doppelschale. Unter denen, die ich auswählte, gab es immer noch einige, die sich im kritischen Momente mit erstaunlicher Behendigkeit aus der Affaire zogen. Bei vielen anderen dieser Riesen aber trat wirklich ein, was ich erwartete. Sie machten eine Zeit lang ernstliche Versuche, ihre vier Furchungskugeln zum Rhombus zusammenzuschliessen, aber der Schalenengpass liess keine Zelle hindurch. Und als nach einiger Zeit der Furchungsprozess weiterschritt, knüpfte er — im Gegensatz zum typischen Geschehen — an das T-förmige Stadium an.

Später habe ich in besonders tief geschädigtem Materiale auch einige echte Riesen gefunden, bei denen genau dieselbe Wirkung nicht sowohl durch den Zwang einer eingeschnürten Schale, als vielmehr durch eigene Mattigkeit der Embryonen zustande kam, die es ihnen unmöglich machte, selbst in günstigen Raumverhältnissen die notwendigen Zellverschiebungen auszuführen.

Das so erhaltene Material von **T-Riesen**, wie ich sie vielleicht nennen darf, belief sich im Ganzen auf 36 Fälle. Durch Studium im Leben und Konservierung geeigneter Stadien lernte ich ihr ferneres Schicksal kennen und fand, dass das Endresultat stets ein atypisches war, dass aber je nach der grösseren oder geringeren Abweichung von der normalen Gesamtform sich ziemlich deutlich zwei Modalitäten der Entwickelung unterscheiden lassen. Bei den T-Riesen des ersten Typus erhält sich die im vierzelligen Stadium gesetzte Störung durch die ganze fernere Entwickelung in gleicher oder fast gleicher Intensität; es entstehen Gebilde, die man an ihrer gänzlich atypischen Gestalt auf den ersten Blick als monströs erkennt. Die T-Riesen des zweiten Typus dagegen erleiden nachträgliche Verschiebungen ihres Zellmaterials, die schliesslich — wenigstens in den Hauptzügen — zu einer Wiederherstellung des typischen Bauplanes führen können.

Es soll nun zunächst im Beschreibenden Teile dieser Arbeit das Schicksal ausgewählter T-Riesen beider Typen im Zusammenhang geschildert werden. Dazu füge ich noch

die Geschichte eines ungemein merkwürdigen Riesengebildes, bei welchem durch die Form der Schale eine vollständige Lostrennung der unteren von der oberen Keimeshälfte erzwungen wurde. Im Analytischen Teile ziehen wir sodann unter Verwendung des gesamten Thatsachenmateriales Folgerungen auf die Kausalität der Entwickelung von Ascaris. Einige daran anknüpfende weitergehende Betrachtungen enthält der Allgemeine Teil.

Im Folgenden wird selbstverständlich ein vielfaches Vergleichen mit der normalen Entwickelung notwendig sein. Ich habe dabei vor allem auf die grosse Arbeit Boveris ('99) als deskriptives Vorbild Bezug genommen, auch seine Bezeichnungsweise der Furchungszellen und auf den Tafeln die von ihm eingeführte Farbenunterscheidung in Anwendung gebracht. Es wäre also gut, wenn ein Leser meiner Abhandlung das Boverische Werk gleichzeitig benutzen wollte. — Doch konnte ich an verschiedenen Stellen nicht umhin, auch Text und Abbildungen meiner eigenen deskriptiven Ascaris-Arbeit ('96a) heranzuziehen.

BESCHREIBENDER TEIL.

I.

Erster Typus der T-Riesen-Entwickelung.

A. Geschichte eines lebendigen Riesen.

(Tafel I, Fig. 1—11.)

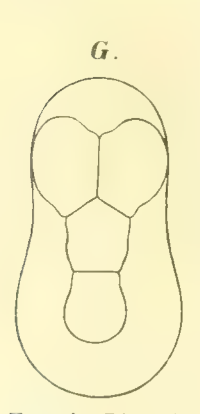
1.

Der Riese, den ich zum Paradigma des ersten Entwickelungstypus wähle, stammte aus einer Ascaris, die, ohne einer Kältewirkung ausgesetzt gewesen zu sein, zahlreiche Doppeleier und andere Monstrositäten lieferte, und zwar, wie das gelegentlich vorkommt, nur in der einen Hälfte ihres Uterus.

Nachdem der Riese die ersten Stufen seiner Entwickelung normal durchlaufen hatte, geriet er beim Eintritt in das vierzellige Stadium in Konflikt mit der Schale. Diese war in der Mitte ziemlich tief eingeschnürt, am einen Ende aussergewöhnlich eng. Und da der Embryo zu allem Unglück gerade mit seinem oberen, quergestellten Zellenpaare in den engen Abschnitt des Gehäuses zu liegen kam, so wurden diese beiden Zellen schon bei ihrer Entstehung bedeutend zusammengepresst. Dadurch gewann das vierzellige Gebilde sogleich eine Gestalt, die weniger einem T, als einem plumpen Hammer ähnlich sah.

Nun folgte, wie immer, die gegenseitige Abplattung der Furchungszellen. Die beiden oberen nahmen die typische rundliche Ruheform an, so gut es in ihren bedrängten Verhältnissen eben ging, während das untere Paar (EMSt und P_2) zum Schauplatz einer Reihe von auffallenden Vorgängen wurde, die das Gesamtbild noch atypischer erscheinen liessen als bisher. Diese beiden Zellen streckten sich nämlich in der Axenrichtung lang und immer länger, — schliesslich so weit, dass das untere Ende des Embryo mit der Schale in Berührung kam (Tafel I, Fig. 1). Dabei veränderten sie in seltsamer Weise ihre Gestalt und innere Beschaffenheit. An den Berührungsflächen schnürten sich dicke, wulstige Platten gegen ihre Zellkörper ab, gleich Saugnäpfen. Und im Inneren der Zellen wurde das Plasma scharf in zweierlei Substanzen getrennt, eine sehr dunkle, dotterreiche und eine glasartig helle; was dem Embryo ein sonderbar scheckiges, krankhaftes Aussehen gab.

G.



Form des Riesen in der Ruheperiode.

Unter stetem aber langsamem Wechsel ihrer Form und Plasmaverteilung begannen jetzt die beiden unteren Zellen sich schräg gegen das obere Paar zu verschieben, — ein Zeichen, dass das Streben nach rhombischer Orientierung in ihnen lebendig geworden war. Ob nun aber die Energie, mit der das untere Ende des Stammes an die Schalenwand angestemmt wurde, eine grössere Verschiebung der Zelle P_2 unmöglich machte, oder ob die selbstordnende Kraft des Riesen eine allzu geringe war, — jedenfalls geriet die Arbeit über eine ganz geringe Neigung des T-Stammes nicht hinaus. Und als, wie in der normalen Ontogenesis, nach einigen Stunden die Ruhe wiederkehrte, da war die T-Form definitiv geworden. Die unteren Zellen

erhielten gleich dem oberen Paare eine rundlich gedrungene Gestalt (Fig. G), wobei die Zelle P_2, die vorhin die Schalenwand berührt hatte, weit von derselben zurückgezogen wurde; der dunkle Dotter verteilte sich gleichmässig im Protoplasma, so dass das scheckige Aussehen verschwand; überall wurden die Kerne erkennbar. An der T-Figur aber war die leichte Schiefstellung des herabhängenden Stammes, von der ich oben sprach, spurlos ausgeglichen worden. In diesem Zustande verblieb der Embryo geraume Zeit.

2.

Es scheint auf den ersten Blick, als wenn der Ablauf einer missglückten Orientierung, wie ich ihn hier geschildert habe, — und ähnlich spielen sich diese Vorgänge immer ab —, in vielen Einzelheiten von der normalen Entwickelung sehr verschieden wäre. Das ist jedoch gar nicht der Fall. Wer sich die Mühe geben will, in meiner deskriptiven Arbeit die Beschreibung der betreffenden Stadien nachzulesen ('96a, p. 34—36), wird finden, dass auch dort schon von einer Längsstreckung der unteren Blastomere, von dicken Saugwülsten, die diesen Zellen den Umriss von Blutegeln geben, von der Scheidung heller und dunkler Plasmasubstanz die Rede war. Und Schritt für Schritt durchgeführt, zeigt der Vergleich, dass in der Orientierungsperiode unseres T-Riesen jede Zelle eigentlich nur das geleistet hat, was in der normalen Entwickelung ihre programmmässige Aufgabe gewesen wäre, und in derselben zeitlichen Reihenfolge. Nur dass eben die Konfiguration des Ganzen verändert war, und dadurch der fremdartige Eindruck hervorgerufen wurde.

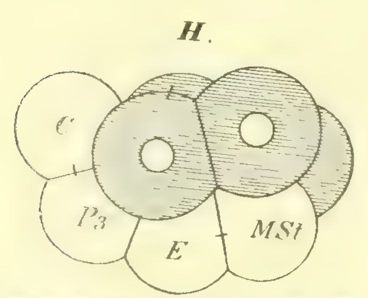
Hierbei ist es von eigentümlichem Interesse zu sehen, dass gerade die Gewissenhaftigkeit, mit der die einzelne Zelle ihr Programm erledigt, zu der Klippe wird, an der die Orientierung scheitert. Wenn ein T-förmiger Embryo in normaler kugelrunder Schale sein unteres Blastomerenpaar in die Länge streckt, so ist das zweckmässig. Denn mit der Verlängerung ist in dem engen Raume notwendig ein Ausweichen aus der T-Ebene verbunden: dadurch wird nicht nur Spielraum geschaffen für den nachfolgenden Schwenkungsvorgang, sondern die unterste Zelle dem oberen Paare, mit dem sie sich verbinden soll, sogar unmittelbar näher gebracht. (Vergl. Fig. B., p. 2.) Es ist aber andrerseits klar, dass ein Riese in einer Sanduhrschale, der sich ebenso verhält, gar nichts unvernünftigeres beginnen könnte. Streckt er seine unteren Blastomere widerstandslos in den Raum seines langen Gehäuses hinein, so werden sie von dem Orte ihrer Bestimmung, statt ihm näher zu kommen, ja immer weiter entfernt, die Rückkehr durch den Engpass behufs rhombischer Orientierung wird immer schwieriger. Die unterste Zelle bleibt schliesslich in einer Falle gefangen, in die sie ganz überflüssiger Weise, wenn auch in bester Absicht hineingegangen war. — Auch eine Teleologie der Entwickelung!

Noch zu einer zweiten Bemerkung giebt die Geschichte unseres T-Riesen Gelegenheit. Die früher bekannt gewordenen Thatsachen hatten den Schluss gestattet, dass im vierzelligen Stadium eine aktive Tendenz, das T zum Rhombus umzuordnen, überhaupt vorhanden sei; ferner vermochten wir den Zeitpunkt anzugeben, an welchem jene Tendenz zu wirken beginnt. Wann aber die ordnende Thätigkeit der Zellen ihr Ende findet, darüber wussten wir nichts. Man konnte ja z. B. denken, dass eine attraktive Wirkung zwischen den in Kontakt tretenden Zellen P_2 und B auch nach Erreichung des Zieles noch fortbestände. Aus dem Verhalten des Riesen — und ich füge hinzu: ebenso auch aller seiner Gefährten — geht aber jetzt mit Bestimmtheit hervor, dass diese Tendenz nur während der eigentlichen Orientierungs-

periode vorhanden ist, beim Eintritt der Ruhe aber erlischt. Wie wir gesehen haben, dauerte die Streckung der unteren Blastomere, die das Missglücken der Orientierung verschuldet hatte, nur eine gewisse Zeit; ebenso lange quälte sich der Embryo mit seinen Verschiebungsversuchen. Als aber darauf das Zellmaterial zur Ruheform überging, der eben noch hilflos festgeklemmte Embryo sich stark verkürzte und dadurch völlige Bewegungsfreiheit für seine unteren Zellen erhielt; als somit die früher angestrebte Orientierung gar nicht mehr schwierig schien, — da machte unser Riese von der sich bietenden Chance keinerlei Gebrauch. Die geringe, vorher schon erreichte Schiefstellung glich sich sogar noch aus, und dabei blieb es. Gleich als wenn der Riese, nachdem sein Orientierungsversuch verhindert worden war, nun selbst alle Lust dazu verloren hätte.

3.

Am andern Morgen fand ich meinen Riesen mitten in einer neuen Klüftungsperiode (Taf. I, Fig. 2). Die beiden oberen, ektodermalen Zellen A und B hatten sich eben durchgeschnürt, und zwar ganz typisch, nämlich zu gleicher Zeit und mit horizontaler Spindelstellung. Aber wie sahen sie aus! Infolge der Engigkeit der Schale waren alle vier jungen Zellen quer zur Spindelrichtung in die Länge gezogen, etwa zur Form von aufrecht stehenden Kaffeebohnen, und da hierbei die Dotterkörnchen sämtlich an die Peripherie gedrängt worden waren, so erschien jede Zelle — von der Fläche gesehen — wie eine glashelle Scheibe mit dunklem Rand. Eine Stunde später hatte sich die Form und innere Beschaffenheit der ektodermalen Zellen weiterhin zum Schlimmen verändert (Taf. I, Fig. 3), und zwar in solchem Grade, dass ich an ihrem Zugrundegehen nicht mehr zweifelte, oder vielmehr glaubte, sie seien schon tot. Ich freute mich darüber, denn ich bildete mir ein, die längst gewünschte Versuchsanordnung in Händen zu haben, die über das Schicksal des Keimes nach Abtötung seiner einen Hälfte Auskunft geben sollte, und nahm deshalb den bedrängten Riesen mit besonderem Interesse aufs Korn. Aber das ektodermale Quartett war durchaus nicht gestorben. Es fand vielmehr im Laufe der nächsten Stunden Gelegenheit, sich aus der Zwangsjacke dadurch zu befreien, dass seine Zellenpaare aus ihrer anfänglich queren Stellung in eine bedeutend geneigte übergingen (Taf. I, Fig. 4). So gewannen die Zellen Raum zu freier Ausdehnung und sahen einen Tag später ebenso gesund aus, wie irgend andere. Sie hörten auch keineswegs auf, sich zu teilen, sondern lieferten mit der Zeit, als wäre nichts geschehen, eine zahlreiche Nachkommenschaft.



Normales Stadium VIII, kurz nach der K[illegible]. Das Ektoderm ist schraffiert.

Mittlerweile war auch die untere Blastomerengruppe mit ihrer neuen Klüftung fertig geworden, und hier geschahen Dinge, die unseres besonderen Interesses würdig sind. Die Spindelstellung der beiden Zellen war nicht die deskriptiv-typische.

In der normalen Entwickelung teilen sich die Zellen EMSt und P_2 transversal. Die Spindeln liegen bei ihrer Bildung ungefähr wagerecht, und es entsteht eine gerade oder leicht nach oben gekrümmte Reihe von vier hintereinander liegenden Zellen, die sämtlich mit dem Ektoderm in Berührung sind (Fig. H).

Bei unserem Riesen dagegen stellten sich die Spindeln in beiden Zellen vertikal; die jungen Blastomere lagen untereinander. Da aber das Mutterzellenpaar selbst nicht horizontal — wie typisch —, sondern senkrecht gelagert war, so ging natürlich auch hier aus der Klüftung eine viergliedrige Reihe hervor, eine Reihe aber, von der nur das oberste Glied (MSt) Fühlung mit der Ektodermgruppe besass. Die neu geklüftete Ventralreihe ragte unter solchen Umständen als eine lange Säule frei in den unteren Schalenraum (Taf. I, Fig. 3). — Auf eine Erörterung dieser Thatsache haben wir erst im Analytischen Teile einzugehen. Hier aber sei noch bemerkt, dass die überwiegende Mehrzahl aller Riesen genau die gleiche Spindelstellung der Zellen P_2 und EMSt erkennen liess.

Uebrigens war gerade bei unserem Musterriesen die Bildung der gestreckten ventralen Säule nicht ganz so charakteristisch ausgeprägt, als sonst. Infolge einer an sich bedeutungslosen Ungleichzeitigkeit der Teilung geschah es nämlich, dass, ehe noch die viergliedrige Reihe fertig ausgebildet war, an ihrem unteren Ende ein merkwürdiges und, wie sich herausstellte, für alle Riesen typisches Ereignis vorzeitig in Szene ging, durch welches die säulenförmige Gestalt der Gruppe verändert wurde. Es geschah folgendes: Einige Stunden nach ihrer Entstehung begannen die beiden untersten Zellen P_3 und C eine Form und innere Beschaffenheit anzunehmen, die auf das lebhafteste an das Verhalten der ventralen Zellen eines in Orientierung begriffenen Stadiums IV erinnerte (Taf. I, Fig. 2, 3). Beide Blastomere streckten sich in die Länge, besonders aber das obere von ihnen; gleichzeitig veränderte sich die Verteilung ihrer Dottersubstanz. Darauf krümmte sich die Zelle P3 (weiss), die sich nach oben und unten mit breiten, wulstig abgeschnürten Flächen angeheftet hatte, so energisch in ihrem Mittelteile, dass ihre ursprünglich untere Kontaktfacette zuletzt rechtwinklig zur oberen stand. Dadurch war die an ihrem Ende befestigte und, wie es schien, mehr passiv transportierte „Schwanzzelle" weit nach oben hin verschoben worden. Sie berührte schliesslich die Urzelle des Entoderms (E, hellblau), ja sie glitt sogar ein Stück weit auf jene hinüber, so dass nun nicht mehr sie, sondern ihre Schwester, die Keimbahnzelle P_3, an das Ende des ganzen Zellkomplexes zu liegen kam (Taf. I, Fig. 4). In dieser Situation erhielten darauf die Zellen die Ruheform.

Es muss noch hervorgehoben werden, dass die Bewegung nach derselben Seite gerichtet war, nach der im Stadium IV der T-Stamm vergeblich emporzusteigen versucht hatte, d. h. nach der „Schwanzseite"; und zweitens, dass der ganze Vorgang incl. der endgiltigen Anordnung sich streng an eine einzige Ebene hielt.

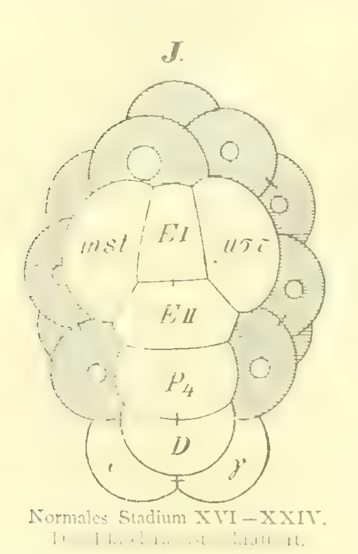
Was hatte nun dieses Ereignis zu bedeuten? Dass es sich nicht um einfach mechanisches Zusammengleiten unter dem Drucke der Oberflächenspannung handeln konnte, ging hier wie auch in den übrigen Fällen aus dem Verhalten der Zelle P_3 deutlich hervor. Also eine aktive, physiologische Leistung der beteiligten Zellen! Von einer solchen aber war für die normale Entwickelung bisher nichts bekannt. In meiner deskriptiven Arbeit ist zwar davon die Rede, dass die Schwanzzelle zu einer bestimmten Zeit infolge einer „sprenkelförmigen Krümmung" der ventralen Reihe hoch auf den Rücken hinaufgelangt, aber ich meinte damals, diese Ortsveränderung sei eine passive Folge anderer Umlagerungen innerhalb des Zellkomplexes. Auch Zoja ('96) und Boveri fanden in dem Verhalten der Blastomere nichts auffallendes. — Nun gut, so lehrt uns eben jetzt die Geschichte der T-Riesen, dass in der normalen Ontogenesis die Schwanzzelle nicht rein mechanisch in ihre dorsale Lage gleitet, sondern von

der sich streckenden und krümmenden Zelle P_3 aktiv hinaufgeschoben wird. Unsere T-Riesen wiederholen mit der seltsamen Umordnung ihres kaudalen Endes offenbar eine Nummer des vorgeschriebenen Programms; wozu ja auch vortrefflich passt, dass die Krümmung kaudalwärts gerichtet ist, und — wie im normalen — in einer einzigen Ebene vor sich geht.

Das Originelle ist nur, dass es des Umweges über die T-Riesen bedurfte, um die Aktivität des Vorganges überhaupt aufzudecken. Zur Entschuldigung der deskriptiven Untersucher führe ich an, dass im normalen Zusammenhange bei ausgedehnter Berührung mit den benachbarten Zellen der ganze Prozess viel von seiner Auffälligkeit verliert. Bei den T-Riesen aber erfolgt die Formveränderung gleichsam à jour und konnte nicht übersehen werden.

4.

Mein T-Riese entwickelte sich weiter. Im Bereiche der unteren Familie wurde die Ebene, in der die vier Zellen sich geordnet hatten, auch bei den nächstfolgenden Teilungen als eine Art partieller Medianebene anerkannt. Denn ganz wie im Typus stellten sich die Spindeln der Urdarmzelle E und der Zelle P_3 in jene Ebene ein, andrerseits die von MSt und der Schwanzzelle senkrecht zu ihr (Taf. I. Fig. 5—7). So ergab sich für die frisch geklüftete Gruppe ein eigentümlich regelmässiges, bilaterales Gefüge, dem des typischen Zustandes ähnlich (vgl. Fig. J), obwohl die Lagebeziehung zum Ektoderm weit davon verschieden war. Und diese charakteristische Anordnung der Zellen blieb, besonders im hinteren Abschnitte der Gruppe, durch viele Stunden mit einer Beharrlichkeit erhalten, die zu denken gab.



Normales Stadium XVI—XXIV.
[illegible]

Mit der abermaligen Klüftung aber verschwand die Bilateralität, und es entwickelte sich in unregelmässigem Rhythmus eine kompakte Masse dunkler, dotterreicher Zellen (Taf. I. Fig. 10, 11). Normalerweise verhält sich die ventrale Gruppe ebenso. Danach konnte man zum mindesten behaupten, dass bei unserem Riesen der Entwickelungscharakter dieser Gruppe auch fernerhin typisch blieb, wenn es auch nicht mehr möglich war, die Geschehnisse auf das normale Schema im einzelnen zurückzuführen. Schliesslich traten am Hinterende hellere Zellen auf, vermutlich das „sekundäre Ektoderm", — und die ganze solide Masse verlängerte sich und wurde unregelmässig gekrümmt.

Inzwischen war aus der oberen Zellengruppe in regelmässig fortschreitenden Perioden ein Aggregat von lauter gleich grossen, hellen Furchungskugeln hervorgegangen, — allem Anschein nach dasselbe Zellmaterial, das in der normalen Entwickelung aus den Blastomeren A und B entsteht, also „primäres Ektoderm". — Freilich, was die Anordnung dieses vorschriftsmässig gelieferten Materiales betrifft, so stimmte dieselbe mit dem Typus keineswegs überein. Es war ja gewiss nicht zu erwarten, dass die genau normale Form der Ektodermhaube mit ihrem für jede Stufe charakteristischen Zellgefüge zur Ausbildung kommen würde; dazu war denn doch die Lagebeziehung zwischen dem Ektoderm des Riesen und seiner ventralen Gruppe allzu abnorm. Immerhin aber lag die Möglichkeit vor, dass von den so auffallenden aktiven Zellverschiebungen, aus denen in der normalen Entwicklung die typische Struktur des Ektoderms

hauptsächlich resultiert, die eine oder andere an unserem T-Riesen wiederkehren werde. Davon habe ich nichts bemerkt. Die Ektodermzellen des Riesen veränderten ihre Lage höchstens insofern, als sie nach Art von Seifenblasen die Stellung ihrer Kontaktfacetten mit dem Prinzip der kleinsten Flächen in Einklang brachten. Dementsprechend war die Struktur des Riesenektoderms auf jeder Stufe eine völlig atypische.

Um so auffallender ist es, dass diese selben Ektodermzellen, von denen, wie gesagt, keine einzige an ihrer richtigen Stelle lag, dennoch in einem sehr wesentlichen Punkte sich ganz genau so verhielten, wie das analoge Material der typischen Entwickelung. Sie bildeten nämlich nicht etwa, gleich der unteren Gruppe, einen soliden Zellenhaufen, — was man bei diesen verirrten Schäflein wohl begreiflich gefunden hätte; sondern sie ordneten sich mit der grössten Sauberkeit zu einem einschichtigen Epithel.

Als ihre Zahl auf acht herangewachsen war, ruhten die Ektodermzellen noch als ein dichtes, rundliches Aggregat am oberen Ende des Embryo (Taf. I, Fig. 7). Beim Übergang zur sechzehnzelligen Stufe aber wichen sie distalwärts auseinander, gleich als wenn jede von ihnen darauf bestände, an der Bildung der freien Oberfläche denselben Anteil zu nehmen wie die übrigen, und so verblieb im Zentrum ein schmaler hohler Raum, eine Art Furchungshöhle (Taf. I, Fig. 9). Freilich, mit dem Blastocoel der typischen Entwicklung, das doch durch fest geregelte Beziehungen zu Furchungskugeln beider Gruppen morphologisch charakterisiert wird, hatte der hier entstandene, ganz auf den vorderen Bereich des Embryo beschränkte und mit Ausnahme seines untersten Endes ausschliesslich vom Ektoderm begrenzte Hohlraum wenig Ähnlichkeit.

Bei fortschreitender Klüftung des Zellmaterials verdünnte sich das Epithel und erweiterte sich der Hohlraum, bis schliesslich eine ansehnliche, helle Blase mit glatten Wänden zustande kam, die unter Bildung einer scharf markierten, fast geradlinigen Grenze mit der kompakten dunklen Masse der ventralen Zellen zusammenstiess (Taf. I, Fig. 10, 11).

Ich habe den Riesen auf dieser Stufe behufs genauerer Analyse seines Zellmaterials getötet und gefärbt; wir werden in kurzem nochmals auf ihn zu sprechen kommen. An andern T-Riesen, deren Geschichte bis dahin fast ebenso verlaufen war, beobachtete ich bezüglich der ferneren Schicksale folgendes. Je weiter die Entwickelung fortschritt, desto mehr entfernten sich die Riesen von der Gesamtform eines normalen Embryo. Die ektodermale Blase wurde an einigen Stellen, vornehmlich am oberen Ende, mehrschichtig und dick, der Umriss des inneren Hohlraumes immer unregelmässiger, zuletzt vielfach gefaltet, und nachdem auch die dotterreiche untere Gruppe sich in der mannigfachsten Weise verkrümmt und eingeschnürt hatte, sind sie allemal unter körnigem Zerfall zu Grunde gegangen.

B. Beschreibung konservierter Riesen.

(Tafel II, Fig. 13—18 und Tafel I, Fig. 12.)

Es hat sich bisher mit einiger Deutlichkeit herausgestellt, dass die T-Riesen trotz der tiefgreifenden Störung ihrer Konfiguration recht wohl imstande sind, mancherlei Züge der typischen Entwickelung vorschriftsmässig zu reproduzieren.

Insbesondere scheint die prospektive Bedeutung einzelner Furchungszellen nicht geändert zu sein. Das obere Blastomerenpaar unseres Musterriesen hat zweifellos „primäres Ektoderm“

geliefert, das unter eine Zellenmasse, die durch ihre erste Entwickelung wie durch ihr späteres Aussehen wenigstens die Vermutung rechtfertigte, dass alle jene Organanlagen, die normalerweise aus der ventralen Keimeshälfte ihren Ursprung nehmen, in ihr enthalten seien.

Um nun über diese wichtige Angelegenheit, vor allem auch über die Frage, ob die Boverische Kerndiminution der Somazellen in der typischen Weise zur Ausführung kommt, Bestimmteres zu erfahren, betrachten wir noch eine kleine Reihe von T-Riesen, die ich auf verschiedenen Stufen ihrer Entwickelung konserviert und mit Säurekarmin gefärbt habe.

1.

Unser erstes Bild (Taf. II, Fig. 13) zeigt einen jungen T-Riesen von sieben Blastomeren. Seine morphologische Deutung ist leicht. Es kann zunächst keinem Zweifel unterliegen, dass die vier obersten (gelben) Zellen, da sie genau gleiche Kerne haben, gemeinsamer Abkunft sind. Ihre Lage und Grösse kennzeichnen diese Zellen als das Ektoderm. Demnach stellt der verbleibende Rest die Nachkommenschaft des ventralen im Stadium IV den senkrechten T-Stamm bildenden Zellenpaares dar. Die unterste, noch in der Mitose begriffene Zelle liefert offenbar P_3 und C; die beiden quer darüberliegenden Blastomere, die wiederum durch die Gleichheit ihrer Kerne ihre unmittelbare Verwandtschaft dokumentieren, können nur Töchter der früheren „Mittelzelle“ sein, also die Zellen MSt und E.

Ein Umstand wäre vielleicht geeignet, uns an der letzteren Deutung irre zu machen: das Zellenpaar E und MSt liegt hier annähernd horizontal, und es ist höchst wahrscheinlich, dass auch die vorausgegangene Teilungsspindel die gleiche Stellung eingenommen hatte. Wir erinnern uns aber, dass bei unserm ersten Musterriesen die Spindel der Mittelzelle senkrecht stand, und wie wir damals hinzufügten, gilt das gleiche Verhalten überhaupt für die grosse Majorität. — Nun wohl, Fig. 13 stellt eine von den wenigen Ausnahmen dar und wird uns aus diesem Grunde im Analytischen Teile noch zu beschäftigen haben.

Also: der für dieses Stadium vorgeschriebene Zellenbestand ist da. Wie steht es nun mit der Diminution? Man sieht auf den ersten Blick, dass nur eine einzige Mitose dem Keimbahntypus gefolgt ist: die noch unvollendete der untersten Furchungskugel, was der typischen Vorschrift entspricht. Die Mittelzelle hat sich offenbar soeben unter Diminution geteilt, denn die Kerne ihrer beiden Töchter E und MSt sind kugelrunde Somakerne, und neben ihnen liegen im Plasma dicke, tief gefärbte Reste der abgestossenen Chromosomenenden. Gleichfalls somatisch sind die vier Kerne des Ektoderms. Allein hier zeigt das vollständige Fehlen von freien Chromatinbrocken, dass die Diminution bereits auf einer vorausgegangenen Teilungsstufe eingetreten ist. In beiden Fällen stimmt das Verhalten der Blastomere mit der Vorschrift überein.

Wir sehen also, dass der von uns betrachtete junge Riese, von der Verlagerung seiner Elemente abgesehen, typisch entwickelt ist. Und denken wir uns jetzt aus diesen selben sieben Furchungskugeln ein neues Gebilde, nun aber nach den bekannten Vorschriften des typischen Bauplanes zusammengesetzt, so erhalten wir einen Embryo, wie er gerade in dieser Form, mit dieser selben relativen Grösse und Beschaffenheit seiner Kerne unter den gleichaltrigen am allerhäufigsten gefunden wird. In Fig. 14 (Taf. II) habe ich die Zeichnung eines in solcher Weise rektifizierten Ideal-Embryo unserem T-Riesen an die Seite gestellt.

2.

Das zweite Objekt, dass wir betrachten wollen (Taf. II, Fig. 15), ist ein T-Riese von fünfzehn Blastomeren. Sein Ektoderm ist wiederum leicht an der Lage, Grösse und Gleichartigkeit seiner Elemente zu erkennen; es ist achtzellig und umschliesst bereits eine enge Furchungshöhle. Ventralwärts fügt sich zunächst eine Gruppe von drei Zellen an: davon die eine in Teilung; die beiden andern sind offenbar Geschwister und eben aus der Mitose hervorgegangen. Nach der ganzen Situation ist zweifellos, dass diese drei Zellen die Nachkommen der früheren Mittelzelle sind, und wenn man dem zeitlichen Unterschiede, der in ihrer Klüftung hervortritt, trauen darf (vgl. zur Strassen '96a p. 50), so würde die noch in Mitose stehende Zelle als Urzelle des Entoderms, E, das junggeteilte Schwesternpaar als die symmetrische Anlage des Schlundes und Mesoderms (μστ und mst) zu bezeichnen sein.

Was unterhalb dieser Gruppe gelegen ist, stammt von der untersten Furchungskugel des Stadiums IV, resp. von deren Töchtern, der Keimbahnzelle P_3 und der „Schwanzzelle". Es handelt sich um vier unregelmässig geformte und gelagerte Blastomere, über deren paarweise Zusammengehörigkeit jedoch der Zustand ihrer Kerne sichere Auskunft giebt. Nun könnte man glauben, das etwas höher gelegene (hier rote) Paar sei aus der oberen von jenen beiden Töchtern, d. h. aus P_3 hervorgegangen, das andere aus der Schwanzzelle. Das war aber nicht der Fall, wie ich aus dem einfachen Grunde versichern kann, weil ich die Entwickelung dieses Riesen bis zu seinem gewaltsamen Tode kontrolliert hatte. Ich wusste, dass im vorausgegangenen Stadium die Schwanzzelle — gerade wie bei dem ersten Musterriesen — aus ihrer terminalen Lage emporgestiegen war, bis sie sich oberhalb von P_3 befand; dort hatte sie sich geteilt. Demnach müssen die beiden oberen Zellen der fraglichen Gruppe als Nachkommen der Schwanzzelle mit c und γ, das untere Paar als P_4 und D bezeichnet werden. P_4 ist die Urgenitalzelle.

Der T-Riese lehrt uns zunächst, dass die ventrale Zellfamilie nicht immer ein so regelmässig bilaterales Gefüge erkennen lässt, wie es bei unserem früheren Musterriesen zu beobachten war. Das Zellmaterial der Gruppe liegt diesmal arg durcheinander. In der That war, wie ich im Leben festgestellt hatte, schon auf der vorausgegangenen Stufe die reihenweise Anordnung der damals vorhandenen vier Zellen durch Zusammengleiten verloren gegangen.

Was nun die Diminution betrifft, so beweist der Zustand der Kerne, dass wiederum alles vorschriftsmässig verlaufen ist. Nur die Urgeschlechtszelle und ihre Schwester D enthalten noch Kerne vom Keimbahntypus. Die Schwanzzelle hat sich unter Diminution geteilt. In allen Blastomeren ist die Diminution der Kerne gleichfalls und zwar — wie sich aus der Blässe und Spärlichkeit der noch umherliegenden Chromatinbrocken schliessen lässt —, rechtzeitig eingetreten.

So sehen wir, dass auch diesmal wieder alle für ein solches Stadium vorgeschriebenen Zellen, in richtiger Reihenfolge und unter genauer Durchführung des Diminutionsprogramms entstanden sind. Die Lage der Zellen ist stark abnorm. Aber aus den gleichen Bausteinen vermöchten wir — wie Fig. 16 (Taf. II) veranschaulicht — einen neuen Embryo aufzuführen, dem an den typischen Charakteren auch nicht die kleinste Kleinigkeit mangeln würde.

3.

Unser drittes Stadium (Taf. II, Fig. 17 und 18) halte ich für besonders instruktiv. Es besteht aus zweiundfünfzig Blastomeren und war das vorgeschrittenste, bei dem mir — infolge einer überaus glücklichen Kombination ruhender und mitotischer Zustände seiner Furchungskugeln, die über die gruppenweise Zusammengehörigkeit nirgends einen Zweifel liess — es noch gelang, jede einzelne Zelle auf das normale Schema zurückzuführen.

Das ohne weiteres kenntliche Ektoderm ist zweiunddreissigzellig. Streng zu einem einschichtigen Epithel geordnet bauen die Blastomere eine hohe, gewölbte Haube auf, die an der einen Seite — nennen wir sie deshalb die vordere (Fig. 17) — in der Mitte des Embryo mit der unteren Gruppe zusammenstösst, hinten aber (Fig. 18) einen tiefer hinabreichenden Zipfel bildet. Der weite Innenraum der Blase ist leer. Nur ganz am unteren Ende nehmen ein paar Zellen der ventralen Gruppe an seiner Begrenzung beschränkten Anteil.

Nun aber gilt es, die bereits zwanzigzellige, darum auch recht komplizierte und, wie immer, zu einer soliden Masse zusammengedrängte untere Zellfamilie zu analysieren.

Bei der Betrachtung von der „vorderen" Seite her (Fig. 17) sind wir zunächst nicht lange im Zweifel, wofür wir die viergliedrige Gruppe stattlicher (hier hellblau gehaltener) Furchungskugeln erklären sollen, die, zu einem Rhombus oder schon mehr einem schiefen Tetraëder geordnet, eine breite Verbindung bilden zwischen dem Ektoderm und dem verbreiterten Hinterteil. Ihre Zahl und Lage, vor allem aber die eigentümlich helle, fast homogene Beschaffenheit ihres Zellprotoplasma macht es unverkennbar, dass wir in dieser Gruppe die vierzellige Darmanlage vor uns haben.

Wenn man sich hiervon überzeugt hat, so ist es auch nicht mehr allzu schwierig, den morphologischen Wert einer Anzahl kleinerer, d. h. in der Klüftung weiter vorgeschrittener Furchungszellen (hier grün und lila) zu begreifen, von denen das Entoderm an seinem oberen Ende und in der linken Flanke begleitet wird. Diese Zellen sind in zwei Gruppen gesondert und ziemlich weit getrennt, die eine links vom Darm, die andere rechts. Beide sind ungleich in ihrer Konfiguration, aber sie stimmen darin überein, dass jede von ihnen erstens ein fertiges etwa senkrecht gelagertes Zellenpaar mit ganz kleinen, jungen Kernen enthält, und zweitens je eine Furchungskugel in vorgeschrittenem aber noch unvollendetem Teilungsstadium. Und nun die Deutung. Eines ist zunächst klar: dass nämlich diese ganze, zwischen Darmanlage und Ektoderm eingesprengte Kategorie von Zellen unter allen Umständen die Nachkommenschaft einer einzigen, gemeinsamen Urzelle umfassen muss; und diese Urzelle kann nur die Schwester der Urdarmzelle gewesen sein. Ferner besteht in Anbetracht der räumlichen Trennung der beiden kleinen Sondergruppen gar kein Zweifel, dass immer die Zellen einer solchen Gruppe unter sich verwandt sind, also je ein fertiges grünes Zellenpaar mit der ihr benachbarten violetten Furchungskugel. — Dann aber giebt es nur eine Deutung für den morphologischen Wert aller dieser Elemente. Die Schwester der Urdarmzelle ist MSt, die Stammzelle des Schlundes und des Mesoderms. Dieselbe teilt sich normalerweise in eine linke und eine rechte Hälfte, die sich bald darauf völlig voneinander zu trennen pflegen. Jede Hälfte liefert in der Reihenfolge von vorn nach hinten eine Urschlund- und eine Urmesodermzelle, und ganz konstant ist es die erstgenannte, die vor ihrer Schwester zur nächsten Klüftung schreitet. Wenn wir daraufhin die grünen, bereits durchgeschnürten Zellen als beiderseitige Stoma-

toblasten (st und στ), ihre violetten Begleiterinnen als Urmesodermzellen ansprechen, so ist diese unsere Deutung so zuverlässig, als handelte es sich um Bausteine eines normalen Embryo.

An diese ganze aus Mesoderm, Schlund und Darm bestehende mittlere Abteilung, die also die vollständige Nachkommenschaft der zweiten Ursomazelle (EMSt) in sich vereinigt, schliesst sich nach unten ein breiteres Konglomerat grosser und kleiner Furchungszellen. Es ist ohne weiteres klar, dass diese unterste Zellfamilie die Deszendenz der Schwester jener Ursomazelle, d. h. der im T-förmigen Vierzellenstadium untersten Furchungskugel P_2 enthalten muss.

Wir erkennen zunächst mit Leichtigkeit in dem weiss gehaltenen, ziemlich horizontal gelagerten Zellenpaare an der rechten Seite des Embryo die aus P_4 hervorgegangene zweizellige Genitalanlage[1]). Ihre Kerne tragen den echten Keimbahntypus und sind, wie immer bei Riesen, etwas grösser als die analogen Kerne der normalen Entwickelung.

Nun vermuten wir in unmittelbarer Nachbarschaft der Geschlechtsanlage die Deszendenten der vierten Ursomazelle D zu finden, die eine Schwester der Urgenitalzelle war. Als solche könnten zwei Paare grosser Furchungskugeln in Betracht gezogen werden, von denen das eine (braune) in inniger Berührung mit den Geschlechtszellen auf der Vorderseite des Embryo, das andere (rote) mehr abseits auf der Rückenseite gelegen ist. Die Entscheidung zwischen ihnen ist diesmal nicht ganz leicht. Man wird zwar in der genannten Situationsverschiedenheit — denn normalerweise befinden sich die D-zellen auf der Vorderseite — sowie in der ungleichen Berührung mit der Genitalanlage einen Fingerzeig zu Gunsten des vorn gelegenen Paares erblicken dürfen. Allein dies ist in Anbetracht der herrschenden Konfusion noch kein Beweis. Darum ziehen wir die Kernverhältnisse der vier Zellen zu Hilfe und finden folgendes. Das rückwärtige Paar enthält in seinem Plasma nur spärliche, blasse Spuren einer offenbar weit zurückliegenden Diminution. Andererseits lassen die dicken, tiefrot gefärbten Chromatinbrocken im Protoplasma beider vorderen Zellen keinen Zweifel, dass dieses Paar direkt aus einer Diminutionsteilung hervorgegangen ist. Demnach können nur die zwei vorderen Zellen als die von uns gesuchten Töchter der Ursomazelle D, als d und ð betrachtet werden.

So bleiben noch die beiden anderen grossen Furchungskugeln und auf der linken Seite des Embryo vier kleinere, über deren paarweise Zusammengehörigkeit die Spuren der eben vollendeten Mitose Auskunft geben, zur Deutung übrig. Eins ist nunmehr sicher: dass alle sechs Zellen Nachkommen der „Schwanzzelle" C sein müssen, die im achtzelligen Stadium das Ende der vierzelligen Säule bildete. Wir erinnern uns, dass diese Schwanzzelle in der normalen Entwickelung sich symmetrisch teilt, und dass darauf durch transversale Mitosen eine vierzellige, quadratisch geordnete Gruppe zustande kommt (zur Strassen, '96 a. p. 75). Von diesen Zellen sind es fast regelmässig die am meisten dorsal gelegenen, die zuerst zur Teilung schreiten, und zwar ist ihre Mitose inaequal, derartig, dass die eine Tochterzelle doppelt so gross ausfällt als ihre Schwesterzelle. — Vergleichen wir nun mit diesem Schema den relativen Zustand der in Betracht kommenden sechs Zellen unseres Riesenembryo, so erblicken wir ohne Zögern

1) In der Deutung dieser Zellen besteht zwischen Boveri ('99) und mir ('95, '96 a) noch immer eine Differenz. Boveri hält die Töchter von P4 noch nicht für die definitive Genitalanlage, sondern meint, dass die hintere von ihnen als letzte Ursomazelle aufzufassen sei. — Demnächst erscheint eine Arbeit von H. Müller, einem Schüler des Leipziger Instituts, durch welche die treitfrage im Sinne meiner Darstellung erledigt wird.

in den zwei grossen, augenscheinlich dicht vor der Mitose stehenden Furchungskugeln das noch ungeteilte ventrale Paar der quadratischen Schwanzzellengruppe (c II und γ II). Was noch übrig bleibt, stammt von den dorsalen Blastomeren ab, und siehe da: es sind durch inaequale Teilung zwei grössere und zwei kleinere Zellen gebildet worden, und deren Volumverhältnis ist, wie ein Blick auf Fig. 30 meiner Ascarisarbeit ('96 a) erkennen lässt, dem typischen gleich.

Mustern wir nun zum Schlusse noch den ganzen Embryo bezüglich des Zustandes seiner Kerne, so haben wir bereits festgestellt, dass nur die Geschlechtsanlage Keimbahnkerne besitzt, und dass bei der Mitose der letzten Ursomazelle D die Diminution der Chromosomen pünktlich in Szene gegangen ist. Sämtliche übrigen Kerne sind diminuiert. Und da die Zahl und Färbbarkeit der Schleifenreste in den einzelnen Gruppen je nach ihrer genealogischen Stufe immer geringer wird, so dürfen wir glauben, dass von keiner dieser Gruppen der für sie vorgeschriebene Diminutionstermin versäumt worden ist.

Was hat uns die Analyse dieses vorgeschrittenen T-Riesen gelehrt? Die Anordnung seines Zellmaterials — besonders der untersten Zellfamilie — ist regelloser denn je. Aber es fehlt an dem typischen Bestande der entsprechenden Entwickelungsstufe nicht eine Zelle. Weder der Rhythmus der Teilungen, noch die Inaequalität gewisser Mitosen zeigt sich verändert, noch die besondere plasmatische Beschaffenheit des Entoderms, und, was uns jetzt am meisten interessiert, der Diminutionsprozess ist bis an sein Ende, die Bildung der definitiven Geschlechtsanlage, in voller Regelmässigkeit durchgeführt worden.

Es ist diesmal ein wahres Vergnügen, aus der bunten Musterkarte vorhandener Zellen das Abbild eines vorschriftsmässigen Embryo zusammenzusetzen. Was wir erhalten (Taf. II, Fig. 19), stellt ein Gebilde dar, wie ich es genau so zu Dutzenden in Wirklichkeit gesehen habe.

4.

Der Vollständigkeit halber sei noch die Abbildung einer beträchtlich höheren Entwickelungsstufe mitgeteilt, — das Präparat desselben Riesen, der uns im Leben als Paradigma des ersten Typus gedient hatte und schliesslich, wie ich erwähnte, von mir getötet und technisch behandelt worden war (Taf. I, Fig. 12).

Wir sehen die ektodermale Blase immer noch leer, aber nach innen zu minder regelmässig begrenzt als früher, indem das Epithel an einigen Stellen beginnt, mehrschichtig zu werden. Gegen das Material der unteren Abteilung ist sie nicht überall deutlich abgegrenzt; ja es muss fraglich bleiben, ob nicht die kleinen, dichtgedrängten Zellen, die den Boden der Höhle bilden und in ihr Inneres gleichsam hineinzuwuchern scheinen, etwa Zellen des Mesoderms und des Stomatodäums sind, die sich zu dieser Zeit auch bei normalen Embryonen kaum noch von Ektodermzellen unterscheiden lassen.

Was sich nach unten anschliesst, ist ein unerfreuliches, nicht mehr im Einzelnen analysierbares Haufenwerk grosser und kleiner, heller und dunkler Furchungskugeln. Einige besitzen die homogene Beschaffenheit von Darmzellen, andere sind zu einer kurzen, kleinkernigen Reihe geordnet, die aussieht wie ein versprengtes Streifchen Mesoderm; manche sind in Teilung, hier und da liegen im Plasma Spuren abgeworfenen Chromatins. Zwei grosse Zellen, dicht aneinander gedrängt, enthalten Kerne vom Typus der Keimbahn; das müssen die Zellen der Genitalanlage sein. Alle übrigen Kerne des Embryo sind Somakerne.

II.

Zweiter Typus der T-Riesen-Entwickelung.

(Tafel III, Fig. 20—43.)

Die zweite Entwickelungsart der T-Riesen, bei welcher durch besondere Prozesse nachträglich einer Annäherung an die normale Gesamtform erreicht wird, ist unter dem von mir untersuchten Materiale sehr viel seltener aufgetreten als die erste. Doch genügt der eine, schöne Fall, den ich hier schildern will, vollauf, um das Wesen dieser Entwickelungsform klarzustellen. Seine Beschreibung soll eine ziemlich ausführliche sein; denn, wie man erfahren wird, spielen in den Erörterungen unseres Analytischen Teiles zahlreiche Einzelzüge aus der Geschichte dieses interessanten Riesen die allerbedeutsamste Rolle.

1.

Mein Riese stammt von einer grossen, gesunden Ascaris, die eine Nacht über bei ca. 0° im Freien gestanden hatte und nur sehr wenig Monstrositäten lieferte. Er war eingeschlossen in einer Sanduhrschale von etwas unregelmässiger Gestalt.

Als er das kritische Stadium IV erreicht hatte (Taf. III, Fig. 20), erging es ihm, wie allen T-Riesen. Die ventralen Zellen streckten sich, veränderten unaufhörlich ihre Form, die Dotterkörnchen in ihnen wanderten bald hierhin bald dorthin, und es gelang doch nicht, die unterste, an die Schalenwand angestemmte Zelle erheblich vom Fleck zu bringen. Nur darin unterschied sich der Riese von seinen Gefährten, dass sein Orientierungsversuch mit einem unverkennbar grösseren Energieaufwande in Szene ging. Da die Zelle P_2 nicht heraufkommen konnte, so neigte sich das obere Zellenpaar ihr ein Stück Wegs entgegen, und die mittlere Furchungskugel drängte, wie es schien, die an ihrem unteren Ende fixierte Schwester so kräftig nach der kaudalen Seite zu, dass der T-Stamm in dieser Richtung deutlich durchgebogen wurde (Fig. 21). Dabei nahm die mittlere Zelle eine sehr merkwürdige Beschaffenheit an. *Sie machte einen gewaltigen Buckel*, dessen Wölbung jedoch nicht rein kopfwärts, wie man in Anbetracht der Bewegungstendenz hätte erwarten können, sondern *schräg nach links aus der Medianebene heraus gerichtet* war.

Nun kam die Zeit der Ruhe. Unser Riese verkürzte seine ventralen Zellen, die Dotterkörnchen verteilten sich, die Kerne wurden sichtbar, wie sonst (Fig. 22). Eins aber war wiederum neu. Während ich bei allen anderen T-Riesen in der Ruhezeit ein vollkommenes Ausstrecken des T-Stammes beobachtet hatte, so dass der Embryo dieselbe rechtwinkelig-regelmässige Konfiguration erhielt, in die er aus der Klüftung hevorgegangen war, sah ich diesmal *sowohl die gegenseitige Schiefstellung der beiden Zellenpaare, als auch den buckelförmigen Vorsprung an der linken Seite der Mittelzelle unvermindert fortbestehen.* Sie verschwanden auch nicht, als der Embryo nach einiger Zeit aufs neue in Unruhe geriet, indem die Umrisse seiner ventralen Zellen sich wellenförmig veränderten, an der unteren sogar kleine helle, rasch wieder verschwindende Pseudopodion gebildet wurden (Fig. 23), — Vorgänge, die auch in der normalen Entwickelung oft zu beobachten sind.

Drei Stunden nachdem unser Riese in das Ruhestadium eingetreten war, verkündete zunehmendes Undeutlichwerden der Kerne und die völlige Abrundung aller Zellen (Fig. 24) das Nahen einer neuen Klüftungsperiode. Wie es im Normalen die Regel ist, machte das obere Paar den Anfang. Es lieferte durch gleichzeitige Mitose bei horizontaler, der Kontaktfläche des Paares parallel gerichteter Spindelstellung das typische Quadrat (Fig. 25). Fast unmittelbar danach begannen die beiden rechtsgelegenen Tochterzellen a und b — wieder ganz in der Weise des regelmässigen Programmes — nach rückwärts zu gleiten, die hintere etwas tiefer, die vordere höher, bis aus dem Quadrat ein schiefer Rhombus entstanden war.

Nun trat auch das ventrale Paar in die Mitose. Und es lag nach früherer Erfahrung nahe zu vermuten, dass aus der Furchung seiner Zellen eine senkrecht herabsteigende viergliedrige Reihe hervorgehen würde.

Dieser Erwartung entsprach in der That das Verhalten der untersten Furchungskugel P_2. Dieselbe lieferte durch Querteilung ein Zellenpaar P_3 und C, das allerdings nicht genau senkrecht stand, sondern entsprechend der Schiefstellung des früheren T-Stammes — ein wenig schräg nach rechts und hinten zeigte (Fig. 26). — Dabei bot sie infolge ihrer Kleinheit und günstigen Lage noch zu einer nicht uninteressanten, später mehrfach wiederholten Beobachtung Gelegenheit. Als die Mitose zu Ende ging, ragte die sich abschnürende äusserste Zelle so ganz frei und haltlos in den Schalenraum hinein, dass ich einen Augenblick fast besorgt war, sie möchte zuletzt noch herunterfallen, — allein diese Sorge war grundlos. Denn es zeigte sich, dass eine wirkliche Abschnürung überhaupt nicht zustande kam, indem im letzten Momente zwischen beiden Zellen eine schmale Brücke von dotterfreiem Plasma bestehen blieb (Fig. K—M). Diese war anfangs streifig, wurde aber bald völlig klar und hielt, obwohl immer schmäler werdend, die Verbindung aufrecht, bis die Zellen von selbst zu ausgedehnter Wiedervereinigung zusammenrückten. Die Brücke schien mir zum Schluss gerade doppelt so dick zu sein, als der helle Plasmasaum, der die körnige Substanz der Blastomere überall umhüllt, und ich zweifle nicht, dass beide in der That identisch sind. Jener Plasmasaum teilt sich also, wie es scheint, bei der Mitose — wenigstens gewisser Zellen — nicht mit, und die verbleibende Brücke stellt gleichsam den leeren Hals einer Börse dar, deren Inhalt in zwei Portionen auseinander geschoben wurde. — Es ist in neuerer Zeit mehrfach eine die Furchungszellen umhüllende und verbindende Zwischenschicht beschrieben (Herbst, Hammar, Andrews) oder aus theoretischen Gründen angenommen worden (Driesch, Child). Damit steht die hier beobachtete plasmatische Brücke in guter Übereinstimmung, und dass sie besonders mit den Verbindungssträngen, die Herbst zwischen Furchungskugeln von Echiniden in kalkfreiem Wasser auftreten sah, eine frappante Ähnlichkeit hat, liegt auf der Hand.

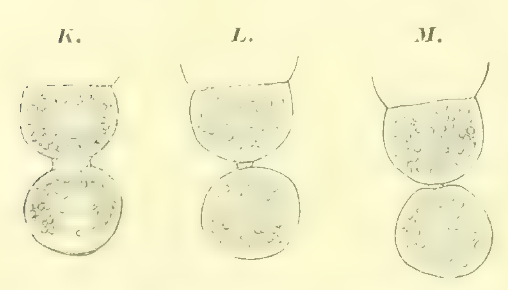


Fig. 10—12. Teilung der Zelle P2; nach [illegible]

Die unterste Zelle des ventral gelegenen Paares hatte sich also in einer Richtung geteilt, die zwar vom Standpunkte der deskriptiv-normalen Entwickelung regelwidrig war, jedoch der bei T-Riesen üblichen Spindelrichtung vollkommen entsprach. Anders verhielt sich die Schwesterzelle EMSt. Ihre Teilung verdient in mehrfacher Hinsicht unser Interesse, und wird in einem Kapitel unseres Analytischen Abschnittes eine wichtige Rolle spielen.

Die Zelle EMSt stellte ihre Spindel horizontal, genauer: derjenigen Ebene parallel, die durch die Lage des jetzt etwas schief gewordenen ektodermalen Rhombus bezeichnet wurde, so dass ihre beiden Abkömmlinge (MSt und E) von Anfang an das Ektoderm berührten. Hiermit trat die Zelle in einen Gegensatz zur grossen Majorität der übrigen T-Riesen, bei denen, wie früher mitgeteilt wurde, auch EMSt in fast allen Fällen eine senkrechte Spindel zur Ausbildung bringt. — Andererseits stand die horizontale Mitose unserer Zelle und die daraus resultierende Berührung ihrer Töchter mit dem Ektoderm in Einklang mit Vorschriften der regelrechten Entwickelung.

Aber darum war die Teilung der Mittelzelle noch lange nicht absolut-normal. Denn wenn ihre Spindel auch die richtige Ebene aufgefunden hatte, so lag sie doch innerhalb dieser Ebene nicht vorschriftsmässig, sondern in seitlicher Richtung verdreht; und zwar belief sich der Fehler auf ungefähr einen rechten Winkel. Im frischgeklüfteten, typisch-normalen Stadium VIII liegt die ventrale Blastomerenreihe, also auch die Teilungsspindel von EMSt in der Medianebene, und diese schneidet zwischen je zwei Schwesterzellen des Ektoderms, also zwischen a und α, b und β hindurch. Bei unserem Riesen aber verhielt sich die Sache so, dass ein Ektodermzellenpaar sich links, das andere rechts von der Richtung der EMSt-Spindel befand, und die neugebildete „vorderste“ Zelle MSt schaute an der linken Seite des Ektoderms zwischen α und β heraus, statt zwischen a und α, wie es typisch gewesen wäre.

Diese auffallende und willkürliche Abweichung von der für die Mittelzelle vorgeschriebenen Teilungsweise kam gleichwohl nicht völlig ex improviso. Die hier gewählte Spindelstellung fiel in dieselbe Richtung, in der die Mittelzelle sich während der vorausgegangenen Orientierungsperiode so sonderbar buckelförmig aus der Medianebene herausgedrängt hatte, — eine Deformation, die in der folgenden Ruhezeit, wie erwähnt wurde, keineswegs ganz verschwand. Ob es sich hier um eine kausale oder etwa um eine zufällige Beziehung handelt, wird im Analytischen Teile zu erörtern sein. Jedenfalls aber hatten die damals geschaffenen Verhältnisse für das Ergebnis der jetzigen Klüftungsperiode eine wichtige Konsequenz. Ich hatte erwähnt, dass im ruhenden Stadium IV unseres Riesen der ganze T-Stamm, also auch die unterste Zelle P_2 etwas schief zur Medianebene stand. P_2 zeigte nach rechts und hinten in der Verlängerung derselben Richtung, in welcher ihre Schwester sich nach links und vorn hervorwölbte, und auch dieser Zustand bewährte sich als so dauerhaft, dass selbst nach der Teilung von P_2 deren beide Nachkommen P_3 und C sehr deutlich die gleiche Schiefstellung erkennen liessen. Da nun die Spindel von EMSt selbst nicht ganz genau horizontal, sondern ein bischen schräg gerichtet war (vgl. oben), so geschah es, dass aus der Klüftung der ventralen Gruppe trotz der „horizontalen“ und „vertikalen“ Teilung ihrer Komponenten nicht eine T-Figur, sondern — und damit stimmte der Embryo wieder mit einer typischen Vorschrift überein — eine vierzellige Reihe hervorging. Denn von den beiden Abkömmlingen der Mittelzelle stand von Anfang an nur die hintere, E, mit der Zelle P_3 in Zusammenhang.

Es ist schwer zu sagen, ob die hier geschilderte Klüftungsart der Zelle EMSt dem Typus näher kam, als es sonst bei T-Riesen geschieht, oder nicht. Sicher ist jedenfalls, dass die dabei erreichte Gesamtform der ventralen Gruppe aussergewöhnlich atypisch war. In der normalen Entwickelung sowohl, wie in der Regel bei T-Riesen entsteht die vierzellige Ventralreihe in genau linearer oder bereits dorsalwärts gekrümmter Anordnung. Und hier

bei unserem Embryo zeigte sich die Reihe um einen erheblichen Betrag ventralwärts eingeknickt. Allein dieser Zustand dauerte nicht lange.

Während die vier Zellen des Ektoderms, die längst in das Ruhestadium eingetreten waren, nunmehr zum ersten Male jene scharf umschriebenen, kugelrunden Kerne erhielten, aus denen auch im Leben die erfolgte Chromatindiminution ersichtlich wird, veränderte die ventrale Gruppe in sehr unerwarteter Weise durch Gleiten ihre Konfiguration. Es war, als wenn die geknickte Vierzellenreihe langsam ihr gebeugtes Haupt erhöbe, den ektodermalen Rhombus, der wie ein Hut darüber sass, gleichzeitig verschiebend (Taf. III, Fig. 28, 29; das Riesenei ist um 180° gedreht). So kam der Rhombus aus seiner anfänglich queren Stellung in eine Situation, in der seine Fläche der längsten Schalenaxe annähernd parallel lag. Die ventrale Reihe selbst aber war in eine gerade, vierzellige Säule verwandelt worden; d. h. der Fehler ihrer früheren Anordnung war im Sinne der typischen Vorschrift korrigiert!

Dabei berührte der Embryo, wie schon einmal in früherer Zeit, mit seinem letzten Ende jetzt wieder die Schalenwand, und zwar hauptsächlich deshalb, weil seine zweitunterste Zelle P_3 sich unter amöboider Gestaltveränderung auffallend in die Länge streckte, — ein Verhalten, das für uns nichts überraschendes hat. Offenbar war diese Furchungskugel an jener Stelle ihres Lebensprogrammes angelangt, wo sie in der normalen Entwickelung verpflichtet ist, die Schwanzzelle aktiv auf den Rücken hinaufzuschieben, und — wie bei allen T-Riesen — schickte sie sich an, in freilich sinnloser Weise zu tun, was ihres Amtes war.

Somit hatte unser Embryo die bei T-Riesen dieses Stadiums übliche Gesamtform jetzt annähernd erreicht. Nur insofern ging er noch eigene Wege, als sein ektodermaler Rhombus nicht, wie es sonst die Regel ist, nur mit der Zelle M St, sondern auch mit E in Berührung stand; sowie hauptsächlich darin, dass obere und untere Keimeshälfte bei ihm rechtwinkelig gegeneinander verschoben waren.

Dennoch war ich, als ich spät am Abend dieses Tages die Beobachtung unterbrach, der Überzeugung, dass mein Embryo sich nach dem gewöhnlichen Schema eines Riesen vom I. Typus fortentwickeln werde. Allein es kam anders.

2.

Am nächsten Morgen fand ich den Riesen, ohne dass etwa neue Teilungen eingetreten wären, doch recht verändert (Taf. III, Fig. 30).

Der ektodermale Rhombus war ganz herumgeschoben, so dass seine längste Diagonale nunmehr völlig in der Richtung der Schalenaxe lag, hatte aber sonst seine Gestalt bewahrt, höchstens mochte er um eine Kleinigkeit ebener als früher geworden sein. Übrigens erkannte man leicht, dass diese Lageveränderung des gesamten Ektoderms der Schale gegenüber nichts weiter war, als die mechanische Folge derjenigen Vorgänge, die über Nacht die Form der ventralen Gruppe und damit Konfiguration und Massenverteilung des ganzen Keimes in bedeutungsvoller Weise verwandelt hatten.

Die vier Zellen der unteren Gruppe hatten sich seit gestern stark zusammengezogen. Nicht nur war die frühere, besonders bei P_3 so auffallende Längsstreckung rückgängig gemacht, sondern es schien mir sogar, als wären die Zellen in derselben Axenrichtung ein wenig verkürzt, wie zusammengepresst, und ich erinnerte mich jetzt, an normalen Embryonen

eine ähnliche, scheibenartige Verkürzung der gleichen Zellen häufig gesehen zu haben. — Durch die allgemeine Kontraktion der ventralen Gruppe hatte sich zweierlei geändert: Erstens ihr Lageverhältnis zum Ektoderm, indem die früher freihängenden Endglieder der Säule, P_3 und C, jetzt dicht an den Rhombus herangezogen waren; und zweitens die räumliche Beziehung zwischen Schale und Embryo: der Keim, der gestern noch die ganze Länge beansprucht hatte, durchmass nun wieder kaum mehr als zwei Drittel seiner Doppelschale.

Ausser der Verkürzung aber wies die früher so schlanke und gerade Zellenreihe — besonders in ihrem kaudalen Abschnitte — noch ein starke Krümmung auf, und zwar in doppeltem Sinne. Zunächst hatte das Ende der Reihe sich dorsalwärts emporgebogen, wodurch ihr letztes Glied, die Schwanzzelle, in das Niveau des ektodermalen Rhombus befördert worden war. Es ist klar, dass dieser Vorgang an sich nichts neues enthielt. Bei allen T-Riesen biegt sich ja die Zelle P_3 zu einer bestimmten Zeit hakenförmig nach dem Rücken zu, und wir wissen jetzt, dass für die normale Entwickelung das gleiche Verhalten typisch ist. Aber das merkwürdige war, dass die Ventralreihe unseres Riesen neben der gewöhnlichen Dorsalkrümmung noch eine seitwärts gerichtete Verbiegung erlitten hatte: sah man von der Fläche des Ektoderms darauf, so bildete die untere Gruppe einen scharfen Bogen mit der Öffnung nach links. Das war etwas völlig neues und, wie ich mir sagen musste, abnormes. Denn weder gab es in der normalen Entwickelung für jenen Vorgang ein Analogon, noch war mir bei anderen T-Riesen jemals etwas ähnliches vor Augen gekommen, und ich gestehe, dass ich mich von meinem Musterriesen enttäuscht fühlte; nach seinem bisherigen guten Verhalten hatte ich ihm eine derartige Entgleisung nicht zugetraut.

Als ich die geschaffene Situation jedoch genauer betrachtete, erkannte ich, dass durch die improvisierte Seitwärtsbewegung der Schwanzzelle eigentlich kein weiterer Schaden entstanden war, — im Gegenteil!

Wäre die Schwanzzelle ohne seitliche Verbiegung an das Ektoderm herangerückt, so würde sie — falls sie das Ziel auf diesem Wege überhaupt erreichte — an der morphologisch rechten Seite des Rhombus auf die Bucht zwischen den Zellen a und b gestossen sein. Das war aber durchaus nicht die Stelle, wo sie programmmässig hingehörte. Wir wissen ja, dass die ganze untere Gruppe unseres Riesen um 90° gegen die obere verdreht lag. Sollte hier jemals ein wirklich typisches Stellungsverhältnis angebahnt werden (wobei die Schwanzzelle an das hintere Ende des Ektoderms zwischen die Schwesterzellen b und β zu liegen kommt), so gehörte dazu nicht weniger und nicht mehr, als eine von der Ventralreihe in toto auszuführende Viertelschwenkung nach links.

Aber hatte unser Embryo diese Forderung nicht schon zur Hälfte erfüllt? Seine Schwanzzelle hatte sich auf Grund der „abnormen" Verbiegung so weit nach der linken Seite zu gewendet, dass sie der kaudalen Spitze des Rhombus bereits unmittelbar gegenüber stand, und sie brauchte ihre Bewegung um dieses Vorgebirge herum nur fortzusetzen, so würde sie an der typischen Stelle zwischen b und β gelandet sein. — Stand der Riese im Begriff, zur absolut normalen Anordnung seiner Elemente überzugehen?

Es blieb leider unentschieden, ob eine Tendenz zu solcher Weiterwanderung und damit zur völligen Korrektur des früher Verfehlten in unserem Riesenkeime vorhanden war. Denn, falls sie etwa bestand, so wurde sie in diesem Augenblicke durch den Eintritt einer neuen Klüftungsperiode im Ektoderm für immer vereitelt.

Gerade diejenige ektodermale Furchungskugel b, die am Hinterende des Rhombus fast von der Schwanzzelle berührt wurde, machte den Anfang (Taf. III, Fig. 31). Sie furchte sich in solcher Weise, dass ihre Teilungsebene senkrecht auf die Schwanzzelle gerichtet war. So kam es, dass, als die jungen Tochterzellen den mechanischen Umständen gemäss etwas auseinanderrückten, die Schwanzzelle sich plötzlich — statt einer den Weg versperrenden Furchungskugel — einer tiefen Bresche gegenüber sah. In diese Bresche glitt sie bald darauf hinein. Und nun schien es als wäre die Schwanzzelle bestrebt — in Wahrheit war es wohl das Prinzip der kleinsten Flächen, das sie dazu zwang —, sich immer mehr in das in Klüftung begriffene Ektoderm hineinzugraben. Sie schob sich im Laufe einer Stunde wie ein Keil immer tiefer zwischen die beiden Töchter der Zelle b (Fig. 32), trennte sie schliesslich und trat, indem sie jene weit nach links und rechts auf die Flanken des Embryo auseinander trieb, in Kontakt mit einer Furchungskugel, die von der Zelle β stammte (Fig. 33).

Damit hatte sich eine vom Normalen abweichende Verteilung des Ektoderms vollzogen, die nun bestimmt auf keine Weise wieder gut zu machen war. Nach der typischen Vorschrift gehörten beide Töchter von b auf die rechte Seite der ventralen Zellenreihe, und einen Augenblick hatte das Zünglein der Wage geschwankt, ob dieser Zustand noch erreicht werden sollte, oder nicht. Jetzt war es damit vorbei. Zwar gelangte bI mit Thoresschluss noch auf die richtige Seite; im gleichen Momente aber wurde ihre Schwester bII unwiderruflich auf das jenseitige Gebiet verbannt.

Inzwischen waren, wie schon erwähnt, auch die drei anderen Zellen des Ektoderms mit ihrer Klüftung fertig geworden. Soweit sich das noch kontrollieren liess, schienen die Spindelrichtungen mit der für jede einzelne normalen übereinzustimmen, und auch die Anordnung der Gruppen hatte mit dem Typus Ähnlichkeit; die linken Zellen hatten einen Rhombus gebildet (Fig. 35), die rechten eine T-Figur, oder vielmehr: es würde auf der rechten Seite ein T entstanden sein, wenn eben nicht von Anfang an die unterste Zelle des Stammes auf die andere Seite verschlagen worden wäre (vgl. Fig. 32, 33). Im Übrigen aber bildete jetzt das achtzellige Ektoderm mit der Ventralgruppe zusammen einen geschlossenen, rundlichen Zellkomplex, der mit den bizarren Formen, wie sie die T-Riesen des I. Typus auf dieser Stufe zeigen, nicht die geringste Ähnlichkeit besass — dagegen aber einem normalen Stadium zum Verwechseln ähnlich sah.

Freilich bestand diese Übereinstimmung mit dem Typus nur äusserlich. Genealogisch beurteilt war besonders die Anordnung des Ektoderms eine möglichst konfuse. Und wenn es uns bis dahin gelungen war, mit seiner Hilfe die Medianebene und andere Hauptrichtungen des Embryo nach der für normale Keime geltenden Weise festzulegen, so gerieten wir jetzt bei dem gleichen Versuche in ernstliche Verlegenheit.

Dafür begannen zu dieser Zeit die drei hinteren Zellen der ventralen Gruppe ein Verhalten anzunehmen, als besässen sie ganz allein die Kompetenz, über die Lage der Medianebene zu entscheiden. Wir erinnern uns, dass die ganze Gruppe zuletzt, „frontal" betrachtet, einen nach links geöffneten stark gekrümmten Bogen gebildet hatte. Diese Form verwandelte sich in eine winklige. Die vorletzte Zelle des Bogens, P_3, drängte sich nämlich nach links zu zwischen ihre Nachbarn E und C, und fügte sich dort so passend ein, dass diese drei hinteren Blastomere jetzt bei der Ansicht von unten her zu einer schnurgeraden Reihe ausgerichtet waren (Fig. 34). Damit war eine Anordnung, die typischerweise für die

ganze Ventralgruppe charakteristisch ist, wenigstens für deren drei hintere Zellen hergestellt. Und zwar wiederum durch einen besonderen Bewegungsvorgang, dem ich durchaus nichts Ähnliches aus der normalen Entwickelungsgeschichte von Ascaris an die Seite zu stellen wusste.

Zugleich ergab sich aus der Formveränderung der unteren Gruppe noch eine wichtige Verbesserung der Gesamtkonfiguration. Die Lage der neuetablierten dreigliedrigen Reihe war, auf das Ektoderm bezogen, nicht die gleiche, in welcher sich im Stadium VIII (Fig. 29) die damals noch geradlinige Ventralsäule zuerst befunden hatte. Vielmehr differierte die neue Richtung gegen die frühere um ungefähr 45° nach links, denselben Winkel, um den seinerzeit bei der regelwidrigen Krümmung der hintere Teil der Gruppe zur Seite abgewichen war. Natürlich, die Schwanzzelle hatte ja seitdem ihre nach links verschobene Stellung — die eine teilweise Korrektur ihres Lageverhältnisses zum Ektoderm bedeutete — keineswegs aufgegeben, und indem jetzt der grössere Teil der Ventralgruppe seine exakte Richtung auf die Schwanzzelle nahm, gelangten alle diese Zellen ebenfalls in eine dem Typus angenäherte räumliche Beziehung zum Ektoderm.

Seitlich gesehen setzten die Blastomere E, P_3 und C nach wie vor einen vom Bauche nach dem Rücken zu aufsteigenden kurzen Bogen zusammen und bildeten jetzt in einer Weise, die frappant an den Typus erinnerte, den Boden und die rückwärtige Begrenzung einer kleinen Furchungshöhle, die gerade um diese selbe Zeit entstanden war (Fig. 33).

An der erfreulichen Neuordnung des ventralen Materials hatte nur die vorderste Zelle, MSt, keinen Anteil. Diese befand sich noch immer an derselben Stelle, an die sie bei ihrer Entstehung gelangt war, und ihre abnorme Lage an der „linken" Seite des Embryo — von Rechts wegen gehörte sie in die Mittelebene — fiel jetzt um so deutlicher ins Auge, als der ganze übrige Komplex, wie es schien, sich über die Richtung der künftigen Medianebene nunmehr völlig geeinigt hatte.

Die Teilung dieser deplacierten Furchungskugel war das letzte, was ich an diesem Tage noch geschehen sah (Fig. 36). Es entstanden durch eine fast dorsiventral gerichtete Mitose zwei auf der linken Seite des Embryo übereinander liegende Zellen, mst und μστ, von denen nur die untere mit der ventralen Säule, d. h. mit der zu vorderst gelegenen Urzelle des Entoderms in Berührung stand. Das sah nicht gut aus. Wenn ich bedachte, dass diese beiden jungen Zellen nach dem normalen Schema links und rechts von der Urdarmzelle gruppiert sein sollten, um demnächst auf jeder Seite der Mittelebene je eine Anlage des Schlundes und des Mesoderms zu liefern, so verhehlte ich mir nicht, dass durch die Teilungsweise von MSt die Aussicht auf eine endliche normale Ordnung der ganzen Gruppe sich wieder verringert hatte.

3.

Über Nacht erreichte der Riese das vierundzwanzigzellige Stadium: alle Zellen des Ektoderms und die noch übrigen drei Blastomere der ventralen Gruppe waren am Morgen geteilt. Der Embryo hatte die ovoïde Gesamtform angenommen, die für das gleiche Stadium der normalen Entwickelung charakteristisch ist (Fig. 37); und im optischen Längsschnitt trat die langgestreckte schmale Furchungshöhle, wie auch der typische Gegensatz zwischen den hellen, rundlichen Zellen des Ektoderms und den hohen, dotterreichen der Bauchseite deutlich hervor.

So glich der Riese bei flüchtiger Betrachtung einem typischen Ascarisembryo auf das frappanteste. Aber das war doch nur Schein.

Als ich den Embryo aus der Profillage in die Frontalebene drehte (Fig. 39), sah ich, dass das Ektoderm seines Rückens von der so überaus regelmässigen Konfiguration des normalen Stadium nichts erkennen liess. Es schien überhaupt die ganze Rückendecke sich gegen die linke Seite hin vorzubauschen, als wären hier einige Zellen mehr als drüben untergebracht. Ich zögerte kaum, für dieses Plus die Nachkommenschaft der Zelle bII verantwortlich zu machen, die am Tage vorher auf diese selbe linke Seite versprengt worden war. Rechts hinten aber entdeckte ich mit Überraschung eine Stelle, wo etwas zu fehlen schien; wo die benachbarten Zellen nicht polygonal zusammengeschlossen waren, wie sonst überall, sondern mit rund gewölbten Flächen die Wände einer deutlichen Vertiefung bildeten! Es lag nahe anzunehmen, dass diese Vertiefung nichts anderes sei, als eine Lücke, die von den Ektodermzellen der rechten Seite für ihre verirrten Verwandten freigelassen worden war. — Demnach schien es, als hätten bei diesem Riesen vom zweiten Typus die Ektodermzellen nicht — wie bei dem des ersten — sich einfach nach mechanischen Prinzipien gleichmässig auf die vorhandene Epithelfläche verteilt, sondern wären bestrebt gewesen, typische Lagebeziehungen im Einzelnen festzuhalten, eventuell herbeizuführen. Hierüber wird im Analytischen Teile eingehender zu verhandeln sein.

Auf der Bauchseite des Embryo zeigte sich die Nachkommenschaft der drei hinteren Blastomere in einer absolut typischen Weise geteilt und geordnet. Die vier dotterreichen, breiten Zellen EI, EII, P_4 und D, die jetzt in der Mittellinie des Bauches schnurgerade hintereinander lagen, waren aus transversaler Teilung der Urdarmzelle und der kaudalwärts auf sie folgenden hervorgegangen; und ganz am Hinterende bildete das symmetrisch halbierte, wie nach dem Winkelmass angesetzte Schwanzzellenpaar c und γ den Beschluss (Fig. 38).

Was aber war aus den Sprösslingen der vordersten ventralen Furchungskugel geworden, die bei der Neuordnung der Verhältnisse das Unglück gehabt hatte, auf der linken Seite des Embryo liegen zu bleiben? Es zeigte sich, dass die Situation dieses jungen, bei seiner Geburt dorsiventral gelagerten und fast ganz auf die linke Seite beschränkten Zellenpaares zwar immer noch abnorm, aber doch dem Typus, der eine beiderseits symmetrische Stellung verlangt, in unverkennbarer Weise näher gekommen war. Während nämlich die mehr ventralwärts gelegene von den beiden Zellen, mst, sich gegen die Medianebene hin vorgeschoben hatte, so dass sie jetzt fast genau in der Verlängerung der Darmzellen lag, war ihre Schwester μστ nach hinten und einwärts herabgeglitten und so an die Flanke der ventralen Mittelreihe gelangt, wo sie bis zur Berührung der Urgeschlechtszelle P_4 kaudalwärts reichte. Dieses Lageverhältnis war für μστ durchaus das typische. Im übrigen enthielten beide Zellen grosse, deutliche Kerne, ein Zeichen nahender Teilungsreife, und beide hatten jene mandel- oder fast halbmondförmige Gestalt angenommen, die ich für die gleichen Zellen der normalen Entwickelung beschrieben habe ('96a, Taf. V, Fig. 13).

So konnte man das Blastomerenpaar in gewissem Sinne schon jetzt symmetrisch nennen, nämlich in Bezug auf die vorderste Darmzelle, die im Winkel zwischen ihnen lag. Und es schien mir nach allem, was ich erfahren hatte, nun nicht mehr zweifelhaft, dass unser kleines Drama in einer völlig typischen Anordnung aller ventralen Zellen bald seine befriedigende

Lösung finden würde. Das geschah in der That noch im Laufe dieses Beobachtungstages. Aber doch anders, als ich erwartet hatte.

Um die Mittagszeit schickten sich die Halbmondzellen zur Mitose an. Da beide ihre Spindel — wie im Normalen — senkrecht zur Richtung der vorausgegangenen Teilung orientierten, so mussten zwei Paare hintereinander liegender Zellen entstehen, das eine, στ und μ, links vom Darm, das andere, st und m, in seiner vorderen Verlängerung (Fig. 40). Sehr bald danach — auch in diesem rhythmischen Verhältnis dem Typus gleich — erfolgte die dorsiventrale Teilung der Schwanzzellen, und ebenso regten sich im Ektoderm die ersten Vorläufer einer neuen Klüftungsperiode (Fig. 42). Doch hatten diese letzteren Teilungen keinen wesentlichen Einfluss auf die Konfiguration.

Gegen Abend aber ging eine wunderliche und tiefgreifende Verschiebung in Szene, die das zum typischen Arrangement noch nötige so sicher und unmittelbar herbeiführte, in einer so seltsam zielbewussten Weise zu arbeiten schien, dass ich trotz alles Vorausgegangenen damals nicht zweifelte, es müsse eine günstige Zufälligkeit ihre Hand im Spiele haben.

Die Ektodermhaube war aus uns bekannten Gründen stark zur Seite geneigt, so dass die eigentliche Spitze des Embryo links von der Medianebene lag (Fig. 40). Nach der gleichen Richtung waren auch die beiderseitigen Schlund- und Mesodermanlagen disloziert, dergestalt, dass die Grenzlinie zwischen ihnen, die nach der typischen Instruktion mit der Medianebene zusammenfallen sollte, ebenfalls auf die links gelegene Spitze des Ganzen hinauslief. Da nun die Linksverwerfung des vorderen Bezirkes so offensichtlich das Abnorme war, und ihr gegenüber die festgefügte Lage der hinteren Bauchzellen wie ein Krystallisationspunkt für typische Anordnung erscheinen musste, so schwebte mir vor, es würden wohl zur Herstellung der normalen Gesamtlage die Schlund-Mesodermzellen samt der Spitze des Ektoderms allmählich nach rechts verschoben werden, — eine Forderung freilich, die in Anbetracht der abnormen Verteilung des Materiales nicht leicht zu erfüllen schien.

Was aber geschah? Die ganze hintere Bauchzellengruppe, die seit gestern aussah, als wenn sie über ihren Anteil an der normalen Entwickelung nunmehr völlig beruhigt wäre, wechselte die Front und richtete sich unter Aufgabe der bisher so ostentativ markierten Medianebene gegen die vordere linke Ecke des Embryo!

Diese Schwenkung erfolgte nicht gleichzeitig für die ganze Abteilung; sondern die sechs rückwärtigen Blastomere — von der Urgeschlechtszelle an — standen schon auf halblinks, als noch die Richtung der beiden Urdarmzellen mit der alten Medianebene zusammenfiel (Fig. 41). Darauf aber senkte sich das Entoderm — nach typischer Vorschrift — unter das Niveau der Baufläche, teilte sich und nahm dann in der Tiefe eine entsprechende Stellung ein.

In dem Masse nun, wie die Darmanlage von der Oberfläche verschwand, öffnete sich die Gruppe der Schlund-Mesodermzellen und nahm, kaudalwärts herabgleitend, zu beiden Seiten des Urmundes ihre Lage. — Es war die normale, symmetrische. Und die vom Ektoderm gebildete Spitze des Embryo fiel nun auch in die Mittelebene.

Am Morgen des nächsten Tages lag der Darm fast ganz in der Tiefe, rückwärts von der Urgenitalzelle überlagert, vorn und an den Seiten von den Anlagen des Schlundes und Mesoderms. Diese waren, nach der Grösse ihrer Kerne zu schliesen, schon wieder zu einer neuen Teilung reif, und es überraschte mich nicht im mindesten, als ich sah, dass die Schlund-

zellen (st und $\sigma\tau$) in strikter Befolgung einer typischen Vorschrift ihren bezüglichen Schwestern darin vorausgeeilt waren (Fig. 43).

Es gab kein Merkmal mehr, weder in Form noch Lage, noch in der relativen Zahl der Blastomere, das die jetzt vierzehnzellige Nachkommenschaft der unteren Furchungskugel von den Anforderungen des strengen Typus noch unterschieden hätte. Hier war das Ziel erreicht.

Dagegen liess die Gesamtform des Embryo, die ja im wesentlichen durch den Zustand des Ektoderms bedingt wird, noch immer jene regelmässige Begrenzung vermissen, die für das normale Stadium charakteristisch ist. Zwar lag die vorderste Spitze der ektodermalen Haube, die über Nacht ihre Klüftung vollendet hatte, jetzt mit der Längsstreckung der ventralen Gruppe in gleicher Flucht, und oben, wo die Urzellen des Schlundes zusammenstiessen, hatte sich eine helle Ektodermzelle, ganz wie im Typus, zwischen sie eingedrängt. Allein von einer irgendwie mit der normalen vergleichbaren Zusammensetzung des Rückens und der Seiten war immer noch keine Rede (Fig. 42).

Rechts hinten aber, zwischen dem Ektoderm und dem rechten Schwanzzellenpaare klaffte tief und deutlich jene Lücke, die uns schon am Tage vorher wie ein pro memoria für die in Verlust geratenen Familienglieder erschienen war.

Auf dieser Stufe seiner Entwickelung ist mein Riese, nachdem er fünf Tage lang alle Fährnisse einer solchen Untersuchung, das Austrocknen und Anfeuchten des Präparates, das vielfache Rollen in jeder Richtung glücklich überstanden hatte, durch Platzen seiner Eischale zu Grunde gegangen.

III.

Geschichte eines Dreifach-Zwillings.

(Taf. IV, Fig. 44—61, Taf. V, Fig. 62—64.)

Für die analytischen Betrachtungen, die ich an das mitgeteilte Thatsachenmaterial knüpfen werde, ist die folgende Schilderung fast überflüssig. Wenn wir darin den Nachweis finden, dass eine völlig isolierte Zelle des Ascariskeimes sich mit derselben Zuverlässigkeit als Teil des Ganzen fortentwickelt, wie die verschobenen, ihrer normalen Nachbarschaft beraubten Blastomere der T-Riesen, so hält vielleicht mancher ein solches Ergebnis für kaum noch der Mühe wert. Aber ich will die Mitteilung des einzigen von mir beobachteten Falles darum nicht unterlassen, weil die Bestätigung des Erwarteten immerhin nicht schaden kann, weil wir ferner doch noch einiges für die Analyse wichtige Detail daraus lernen werden, und endlich, weil es an und für sich eine so merkwürdige kleine Geschichte ist.

1.

Ich fand einen Dreifachriesen der Varietät bivalens von der ungefähren Gestalt eines Gamma (Fig. 44). Zwei seiner Schalen hatten sich breit vereinigt, die dritte, rechtwinklig

angesetzte, war oblong, nach oben hin zugespitzt und stand mit den andern durch einen ungewöhnlich engen Kanal in Zusammenhang.

Genau die gleiche Form besass das lebendige Plasma im Innern dieses Schalenkomplexes; denn unser Monstrum stand noch auf jener frühen Stufe der Entwickelung, in welcher Schale und Ei ohne trennenden Zwischenraum sich aneinanderschmiegen. Wie bei normalen Eiern derselben Stufe war das Plasma des Riesen in der Peripherie überaus hell. Was er von Dotterkörnchen enthielt, hatte sich in Form von Wolken um die Kerne zusammengezogen. Solcher Körnchenwolken gab es zwei: die eine, grössere, nahm die Mitte der im walzenförmigen Teil der Schale enthaltenen Plasmamasse ein, die andere lag jenseits des Kanals in der unteren Zelle.

Es dauerte zunächst noch volle drei Tage, bis das Riesengebilde überhaupt zu Teilungserscheinungen überging. In dieser Wartezeit geschah jedoch zweierlei.

Erstens konzentrierte sich das Plasma des Riesen — ganz in der Weise der normalen Entwickelung — auf ein geringeres Volum, so dass jetzt zwischen ihm und der Schale der übliche leere Raum, freilich nicht ringsum, wie sonst, sondern nur an den beiden Enden des gammaförmigen Gebildes in Erscheinung trat.

Und zweitens ging mit den Kernen etwas vor, — leider so sehr im Schatten der Dotterwolken, dass mir vieles und vielleicht das wichtigste verschleiert blieb. Als ich den Riesen fand, lagen die Kerne, d. h. die beiden hellen Flecke, die aus der Wolke sie umgebender Dotterkörnchen undeutlich hervorschimmerten, weit von einander getrennt. Am zweiten Tage waren sie schärfer begrenzt, und ich erkannte, dass in der unteren Abteilung ein einziger, ziemlich grosser Kern, in der oberen Doppelkammer aber eine Gruppe von wenigstens drei kleineren enthalten war (Fig. 45). Dabei hatte sich der Abstand der hellen Flecke unverkennbar vermindert. Besonders der untere Kern war ziemlich hoch in seiner Kammer emporgestiegen, und ich hatte eine Idee, dass er sich durch den Kanal hindurch in die obere, grössere Plasmamasse hinüber begeben werde. — Am Morgen des dritten Tages fand ich ihn völlig aus seiner Wolke herausgetreten und so hoch oben im Kanal, dass zwischen ihm und der verengten Schalenwand nur eine schmale Lage von Eiprotoplasma übrig blieb. Dort sass er offenbar fest. Es waren aber in der Nacht auch die kleineren Kerne des oberen Schalenraumes, von ihrer Dotterwolke begleitet, näher an den Engpass herangekommen. Jetzt löste sich einer von diesen aus der Gruppe seiner Gefährten, trat in den Bereich des dotterfreien Protoplasma ein (Fig. 46) und passierte ohne Schwierigkeit in langsamer Wanderung den Kanal! — Was drüben geschah, entzog sich aufs neue der Beobachtung, denn beide Kerne versanken alsbald in der dunklen Dottermasse. Doch vermute ich, dass entweder eine Verschmelzung der beiden oder doch eine sehr innige Berührung zustande kam, wie wohl zu gleicher Zeit auch die in der oberen Abteilung verbliebenen Kerne miteinander vereinigt wurden. Denn als gegen Abend der lichter werdende Dotter einen leidlichen Einblick gestattete, sah ich in jeder der beiden Abteilungen — und zwar wieder im Zentrum des zugehörigen Plasmabereiches — einen einzigen hellen Kernfleck von etwas länglicher Form (Fig. 47).

Der ganze Vorgang hatte sich ohne Strahlungserscheinungen abgespielt.

Nunmehr drängten die Ereignisse in rascherem Tempo der Mitose zu. Während das Plasma sich immer stärker zusammenzog, so dass an den blinden Enden der Gesamtschale weite leere Räume zur Ausbildung kamen, verloren die beiden Kerne aufs neue ihre Deutlich-

keit (Fig. 48). An ihrer Stelle traten länglich geformte, helle Flecke auf, in denen unverkennbar die Umwandlung der Kerne zu jungen Spindeln vor sich ging. Allein diese hellen Kernflecke waren nicht, wie ich nach dem früheren erwarten konnte, in den Centren der beiden Hauptkammern lokalisiert, so dass der Engpass nach wie vor die Grenze zweier ungleich grossen Abteilungen gebildet hätte; sondern sie verteilten sich vielmehr in gleichem Verhältnis der Massen auf das vorhandene Plasma, ohne, wie es schien, durch die verengte Stelle behindert zu werden. Der untere Kernfleck lag unter solchen Umständen mitten im Kanal, und die Demarkationslinie der beiderseitigen Bereiche befand sich oberhalb des letzteren, etwa im Winkel der gammaförmigen Riesenschale. An dieser Stelle hatte sich weitaus der grösste Teil der Dottermasse zu einer breiten, dunklen Zone zusammengedrängt (Fig. 48).

Während der Nacht trat an drei Stellen eine Teilung ein und zwar, wie die Beobachtung am anderen Morgen eben noch erkennen liess, in eigentümlicher Reihenfolge (Fig. 49). In der Mitte des Ganzen, wo zuletzt die Dotterwolke gelegen hatte, war augenscheinlich zu allererst eine Durchschnürung des Plasmaleibes zustande gekommen; hier stiessen die Plasmakörper bereits mit breiten, ringsum von Saugwülsten begrenzten Flächen aneinander. Etwas später, aber offenbar untereinander gleichzeitig waren die beiden Hälften in eine mitotische Teilung eingetreten und zeigten noch die Spuren der im Verschwinden begriffenen Strahlung. Die Sprösslinge der einen lagen horizontal hintereinander in der Axe des grösseren Schalenraumes. Bei der andern Hälfte aber war die Spindel — entsprechend der Lage des hellen Fleckes, der am Abend vorher auf ihre Entstehung vorbereitet hatte, — durch den Schalenengpass hindurchgegangen; so entfiel von ihren Nachkommen je eine auf den oberen und den unteren Schalenraum. Diese beiden Zellen befanden sich in jenem Zustande der Abrundung, der unmittelbar auf die Mitose folgt, und waren unter solchen Umständen von der engen Verbindungsstelle nach oben und unten hin weggerückt, gleichsam auseinandergezogen worden. Jedoch wahrten zwei kurze, stielartige Verlängerungen durch den Kanal hindurch den Zusammenhang.

Im Laufe des Tages wurde die Berührung sämtlicher Zellen breit und flächenhaft, diejenige des senkrecht stehenden Zellenpaares wenigstens so weit der Engpass gestattete (Fig. 50). Die Kerne traten als grosse, etwas quergestellte Flecke hervor, ringsum von Dotter umgeben. Und bei der nun herrschenden Ruhe und gleichmässigen Ausbildung wurde zweierlei deutlich.

Erstens enthielten die beiden inneren Zellen der viergliedrigen Reihe mehr Dotterkörnchen, als die äusseren, was in Anbetracht des Umstandes, dass kurz vor der Teilung der Dotter des Rieseneies in dieser selben mittleren Region zu einer Wolke versammelt war, nicht überraschen konnte.

Zweitens bestand zwischen den Furchungszellen — und zwar paarweis — ein Grössenunterschied. Die beiden inneren, dunkleren, waren um ein geringes kleiner als die äusseren.

2.

Wir sind nun dem Zeitpunkt nahe, in welchem der Dreifach-Riese für unsere spezielle Untersuchung bedeutungsvoll wurde. So müssen wir denn, um das folgende recht zu begreifen, zunächst die Frage erörtern, was eigentlich der Sinn des bisher Geschehenen

gewesen sei. Wie komme ich überhaupt dazu, dieses vierzellige Gebilde, das doch mit keinem einzigen Stadium der typischen Ontogenese übereinstimmt, zur Lösung entwickelungsmechanischer Probleme für geeignet zu halten.

Ich habe in der Einleitung dieser Arbeit gesagt, dass „echte Riesen" zu typischer Entwickelung befähigt sind und darum für entwickelungsmechanische Versuche mit den normalen Eiern promiscue gebraucht werden dürfen. Echte Riesen sind Doppeleier, die von einem einzigen Spermatosom befruchtet worden sind. Unser Gebilde aber ist ein Dreifachei, und aus dem Umstande, dass es gleichzeitig zwei Teilungsspindeln zur Ausbildung brachte, geht hervor, dass es höchst wahrscheinlich doppelt, sicher aber nicht einfach befruchtet war. — Nun habe ich in meiner frühern Arbeit über die Riesen ('98b) noch einer zweiten Kategorie die Fähigkeit zu typischer Entwickelung zugestanden, nämlich doppelbefruchteten Doppeleiern: solche treten zuweilen in eine Zwillingsontogenese ein, verhalten sich also, von ihrer Verwachsung abgesehen, wie zwei normale Einzeleier. Auch um einen solchen „Doppelzwilling" handelte es sich bei unserem Riesen nicht. Drei- und Vielfachbildungen aber sollten nach meiner damaligen Darstellung immer nur einer ganz abnormen, sinnlosen und bald zum Tode führenden Zellteilung unterworfen sein.

Nun wohl, über den Standpunkt jener Schrift, die ja nur einen vorläufigen Abschluss bedeutete, gehe ich heute hinaus und behaupte, dass die damals von mir angenommene Beschränkung der Entwickelungsfähigkeit eine zu enge war.

Es erklärt sich leicht, wenn ich früher, bei Verwendung eines immerhin beschränkten Materiales, sowohl typisch-einheitliche „echte Riesen", als auch Zwillingsentwickelung nur bei Doppeleiern gefunden habe. Denn Vielfachriesen sind fast immer polysperm und obendrein, wie aus der Art ihres Vorkommens zu schliessen ist, schwerer als die Doppeleier geschädigt, so dass es nicht Wunder nehmen kann, wenn ihre Fortentwickelung — falls sie überhaupt eintritt — für gewöhnlich keinerlei Beziehung zur normalen Ontogenese erkennen lässt.

Prinzipiell aber sollten die Vielfacheier von echter und Zwillings-Entwickelung nicht ausgeschlossen sein. Für Ascaris gelten ja doch die Sätze, dass die Quantität des Protoplasma und die Zahl der Chromosomen innerhalb weiter Grenzen bedeutungslos für den Ablauf der Ontogenese sind (zur Strassen '98b p. 673). Ob in der Fortentwickelung ein „echter Riese" oder ein Zwilling, oder aber ein regelloses Durcheinander von Zellen zustande kommt, hängt wesentlich nur von der Zahl der vorhandenen Centrosomen, d. h. von der der eingedrungenen Spermaelemente ab. — Dann aber ist zum mindesten die Möglichkeit gegeben, dass ein gesundes und zufällig monosperm befruchtetes Vielfachei einen typisch gebauten „echten" Vielfachriesen aus sich hervorgehen lässt. Und noch sehr viel leichter sollte der Fall eintreten können, dass aus doppelbefruchteten Dreifacheiern — Zwillinge entstehen; Zwillinge, von denen dann jeder das anderthalbfache der normalen Plasmamenge in sich vereinigen würde. Dieser letztere Fall aber ist nicht nur Theorie; denn ich habe das wirkliche Vorkommen solcher „Dreifach-Zwillinge" inzwischen mehrfach festgestellt.

Wenn ich demnach, zurückkommend auf unser eigentliches Objekt, nunmehr behaupte, es sei ein Dreifachzwilling, und die viergliedrige Zellenreihe sei als die einfache Summe zweier Individuen von anderthalbfacher Grösse aufzufassen, so ist das nach unserer gegenwärtigen Kenntnis der Riesenbildungen zum mindesten erlaubt. Da aber die ganze folgende Darstellung mit der Richtigkeit dieser Deutung steht und fällt, so muss sie bewiesen werden.

Unser Riese war vor allen Dingen, wie schon oben erwähnt, fast sicher disperm. Nach jener wunderlichen Kernwanderung — über deren Bedeutung ich nicht einmal eine Vermutung zu äussern wage — hatte sich alles, was der Riese an Kernen enthielt, nach zwei weit voneinander entfernten Stellen zusammengezogen. Darauf sahen wir jede von diesen Kerngruppen oder Kernen für sich die ersten Vorbereitungen zur Teilung treffen. Am anderen Morgen war oben wie unten an genau derselben Stelle, wo die in Umwandlung begriffenen Kerne zuletzt gelegen hatten, die Durchschnürung erfolgt. Wie könnte das anders gedeutet werden, als so, dass zwei Spindeln und dementsprechend zwei Centrosomenpaare vorhanden waren?

Nun aber, besass unser Riesen-Zellkomplex noch eine dritte Scheidewand, die sich — genau in der Mitte der vorhandenen Plasmamasse — gerade dort gebildet hatte, wo am Abend vorher fast der gesamte Dotter zu einer dunken Zone zwischen den beiden Kernflecken versammelt gewesen war. Es bleibt nichts übrig, als anzunehmen, dass diese mittlere Durchschnürung ohne Beteiligung von Chromosomen vor sich gegangen ist. Und gerade hierin liegt ein Moment, das für die Zwillingsnatur unseres Riesen besonders in die Wagschale fällt. Denn im Laufe neuerer Studien ist mir zur Gewissheit geworden, was schon Boveri ('99, p. 427) vermutet hat, dass nämlich in Fällen von Zwillingsentwickelung stets nur zwei vollständige, Chromosomen führende Spindeln vorhanden sind: zwischen beiden Bezirken vollzieht sich — gleichzeitig mit den Mitosen oder ein wenig früher — die Aufteilung des Gesamtplasma in die Zwillingsindividuen als ein rein plasmatischer Vorgang.

Und jetzt erkennen wir, dass auch alles weitere sich mit der grössten Genauigkeit im Rahmen dessen hielt, was nach meiner früheren Darstellung für eine Zwillingsentwickelung typisch ist. Als Produkt der kombinierten Teilung entstand eine viergliedrige Zellenreihe von einer gewissermassen symmetrischen Beschaffenheit: die zwei inneren und die zwei äusseren Zellen waren unter sich gleich, beide Paare aber an Grösse und Dottergehalt deutlich verschieden. Eine solche genaue Symmetrie würde für abnorme Riesengebilde ganz unverständlich sein. Wenn wir uns aber erinnern, dass ein typisches Stadium II aus einer grösseren hellen und einer kleineren dotterreichen Zelle besteht, und dass die Individuen eines Ascariszwillings stets symmetrisch orientiert, d. h. entweder mit den Köpfen oder den Schwänzen zusammengewachsen sind (zur Strassen '98b), — so deckt sich offenbar die Besonderheit unseres Dreifachriesen aufs Haar mit dem Signalement einer echten Zwillingsbildung.

Ja, wir finden nunmehr die eigentümliche Thatsache, dass kurz vor dem Eintritt der Doppelmitose fast aller Dotter in die Mitte des gammaförmigen Plasmaleibes gewandert war, ganz begreiflich. Auch im normalen Einzelei markiert sich dicht vor der ersten Teilung, wie Zoja zuerst hervorgehoben hat, die untere Hälfte durch grösseren Dottergehalt. Und wenn bei unserem Riesen aus dem Zusammentreffen zweier dunklen Pole eine gemeinsame mittlere Dotterzone entstand, so beweist das eben nur, dass schon zu dieser frühen Zeit die morphologische Sonderung vollendet und über die Art der Zwillingsverwachsung entschieden war.

Nach alledem wird, so meine ich, wohl auch der Zweifelsüchtigste für erwiesen halten, dass unser dreifaches Riesenei einen Zwilling geliefert hat, dessen Individuen typisch zweizellig, und zwar mit ihren „unteren" Zellen im rechten Winkel, wie die Balken eines Gamma aneinandergewachsen sind.

Und nun kann ich zur Schilderung der merkwürdigen Schicksale übergehen, die diesem Dreifachzwilling auf grund des eigentümlichen Verhältnisses zwischen ihm selbst und seiner Schale beschieden waren.

3.

Am Morgen des fünften Beobachtungstages stand mein Riese dicht vor einer neuen Klüftungsperiode (Fig. 51). Alle Zellen hatten sich abgerundet, mitotische Figuren traten auf, und bei dem senkrechten Embryo, der etwas vorausgeeilt war, offenbarte schon die Orientierung der Kernspindeln die Richtigkeit unserer Zwillingsdiagnose: Ganz genau, als wenn diese beiden Furchungskugeln ein auf dem Kopfe stehendes typisches Zweizellenstadium wären, stellte sich die Spindel der kleineren, oberen Zelle der Längsaxe parallel — nur durch die Gegenwart des anderen Individuums ein wenig zur Seite abgelenkt —, in der unteren, ektodermalen Zelle aber lag eine quere Teilungsspindel.

Und nun spielte sich vor meinen Augen, erst langsam, dann mit immer steigender Geschwindigkeit eine dramatische Szene ab (Fig. 51—54).

Seit die Abrundung der Blastomere begonnen hatte, war die Verbindung der ober- und unterhalb des Kanales liegenden Zellen, die während der Ruhe das ganze Lumen in Anspruch nahm, aufs neue zu einer schmalen, hellen Brücke geworden. Nun schritten beiderseits die Mitosen vor. Wie die untere Zelle in querer Richtung sich auszudehnen begann, drängte sie natürlich mit steigender Energie von dem Engpasse hinweg nach abwärts zu, wo ihr mehr Raum zur Verfügung stand. Hierbei wurde der Plasmastrang, der sie mit ihrer Schwester verband, stark gedehnt, und ich dachte er würde reissen. Aber noch hielt er. Ich hätte nie geglaubt, dass das Plasma eine Zähigkeit, wie sie hier sich offenbarte, besitzen könne.

Bestrebt sich abzurunden und doch in die scharfen Krümmungen der Schale hineingepresst, nahm jetzt die obere Zelle die Form einer Birne an, deren distale Hälfte sich endlich knopfförmig abzuschnüren begann. Die untere Furchungskugel aber mit dem Stiele, an dem sie hing, und ihrer queren Spindel sah beinahe aus wie ein Vorticelle, die sich teilen will. Ganz gegen die Regel erschien die auftretende Scheidewand bei dieser Zelle zuerst nur am unteren Rande. Darauf schnitt die Furche nach oben hin durch, und ich war gespannt, wo sie enden würde: sie blieb links von dem hellen Verbindungsstrange, so dass dieser fortan am Rande der rechten Tochterzelle angeheftet war.

Die Spannung der nach Ausdehnung strebenden und doch fast keilförmig zusammengepressten jungen Zellen hatte jetzt, mit vollendeter Teilung, einen Grad erreicht, der die Zähigkeit des Plasmastranges auf die härteste Probe stellte. Allen Widerstand überwindend schob sich das Blastomerenpaar in die Tiefe, und der Strang wurde in seiner Mitte fadendünn. —

Als endlich die Fessel zerriss, die Spannung mit einem Schlage behoben war, veränderte sich blitzschnell das Gesamtbild. Ehe ich nur mit den Augen folgen konnte, waren die dünnsten Enden des gerissenen Stranges eingeschnurrt wie Gummifäden; die obere Zelle, von der zuletzt ein langer Kegel in den Kanal herabgezogen worden war, wich elastisch zurück; das junge Blastomerenpaar aber glitt, indem es gleichzeitig eine rasche Drehung vollführte, befreit in das weite Lumen des unteren Schalenraumes hinein. — Nach zwei Sekunden war alles vorüber. Die beiden nun isolierten Schwestern hatten sich im reichlichen Raume gedehnt und abgerundet. Und nur ein winziges, helles Stiftchen, das die eine von ihnen noch stunden-

lang dicht an der gemeinsamen Berührungsfläche trug, zeigte die Ursprungsstelle des verflossenen Verbindungsstranges an.

Oberhalb des Kanals verschwanden die Spuren der Ereignisse nicht ganz so rasch. Die zunächst gelegene Tochterzelle — denn auch hier war inzwischen die Mitose vollendet worden, — behielt noch längere Zeit eine unregelmässige Form, und gegen Abend quollen aus der deutlich markierten früheren Basis des Stranges helle Tröpfchen hervor (Fig. 55). Aber am andern Tage fand ich auch diese Furchungskugel völlig und spurlos verheilt.

4.

So hatte also der blinde Zufall ein Experiment gemacht, das bei Ascaris bisher noch Keinem gelungen war. Von jedem Zusammenhang mit dem übrigen Körper losgelöst, lag in der unteren Kammer unserer Riesenschale diejenige Hälfte eines Ascarisembryo, aus der im normalen Zusammenhang die einschichtige „ektodermale“ Haube entstanden wäre.

Und wie verhielt sie sich hier?

Nachdem die beiden rundlichen Zellen sich vorübergehend gegeneinander abgeplattet hatten — und zwar ringsum, so dass das Ganze einem ruhenden Stadium II sehr ähnlich wurde (Fig. 55) — lieferten sie am siebenten Tage durch aequale Mitosen eine vierzellige Gruppe, deren Glieder zum ersten Male kugelige, scharf umschriebene, also diminuierte Kerne erhielten und nicht zögerten, sich dergestalt zu verschieben, dass ein vollkommen regelmässiges Tetraëder zustande kam (Fig. 57). Nicht minder regulär war die Anordnung im achtzelligen Stadium, Diesmal bildete sich ein disymmetrisches Aggregat von vier fünfseitigen und vier vierseitigen Blastomeren, offenbar diejenige Anordnung, die dem Prinzipe der kleinsten Flächen am besten entsprach (Fig. 58). Und ganz besonders hübsch wurde das Aussehen unserer Zellfamilie, als am elften Tage ein rundes, aus sechzehn genau gleichen Zellen zusammengesetztes Gebilde mit einem Hohlraum darin zustande gekommen war, das sich ausnahm, wie die sehr regelmässige Blastula irgend eines fremden Geschöpfs (Fig. 59).

Als aber eine abermalige Klüftung eintrat, da hatte das Produkt nichts mehr von der geometrischen Regelmässigkeit der vergangenen Perioden. Es war ein Konglomerat von hellen Furchungskugeln, das einen beschränkten Hohlraum unregelmässig umschloss, und dessen eckige, ziemlich unbestimmte Gesamtform durch Gleiten der Zellen mehrfach verändert wurde. Bis zum sechzehnten Tage waren einige weitere Mitosen erfolgt ohne dass die Gesamtform sich wesentlich geändert hätte. An diesem Tage wurde der Riese getötet und gefärbt.

Es ergab sich (Taf. V, Fig. 62, 63), dass von den etwas mehr als 32 Zellen des Komplexes nicht eine einzige Chromatinschleifen oder Kerne vom Keimbahntypus enthielt; die ganze Familie hatte vielmehr die Diminution, die ihre Glieder zu Somazellen stempelte, durchgemacht und zwar, wie aus der Blässe der noch vorhandenen Chromatinreste ersichtlich war, vor langer Zeit. Das gleiche war ja auch aus dem Verhalten der Kerne im Leben hervorgegangen.

Und nun das Resultat des „Versuches“?

Wir geben auf grund der gleichmässigen, in Perioden fortschreitenden Klüftungsweise, des Charakters der Kerne, der Helligkeit der lebenden Zellen und ihrer Neigung, sich blasen-

förmig um einen Hohlraum zu gruppieren, — unser Urteil dahin ab, dass die amputierte „ektodermale" Hälfte unseres Riesenembryo im Zustande der Isolation genau dasselbe geliefert hat, was in normalem Zusammenhange aus ihr entstanden wäre, nämlich Ektoderm.

5.

Unsere gammaförmige Riesenschale aber umschloss in ihrem oberen, grösseren Raume ein zweites Problem. Hier lag seit der folgenschweren Zerreissung der „entomesodermale" Abschnitt des senkrechten Individuums, — zwar abgetrennt von dem morphologisch zugehörigen Blastomerenmaterial, aber seinerseits in inniger Berührung mit den Zellen eines zweiten, unversehrten Embryo.

Es war vorauszusehen, dass infolge solcher Nachbarschaft die Entwickelung dieser entomesodermalen Keimeshälfte, wenigstens inbezug auf Anordnung, beträchtliche und kaum kontrollierbare Störungen erleiden werde, und ich versprach mir deshalb von dem oberen Abschnitte des halbierten Riesen nicht viel mehr, als etwa in der Differenzierungsweise seiner Zellen, in dem voraussichtlichen Auftreten der Geschlechtsanlage die Bestätigung des Urteils zu finden, das ich mir über die Bedeutung der abgetrennten unteren Zellen gebildet hatte. Ebenso meinte ich, das unversehrte andere Zwillingsindividuum werde sich typisch entwickeln und nur an seinem kaudalen Ende durch die Gegenwart der fremden Zellen zu abnormen Verlagerungen geführt werden, wie mir solche von Doppelzwillingen zur Genüge bekannt geworden waren. Allein, was in Wirklichkeit geschah, war sonderbar und unerwartet und fesselte bald meine ganze Aufmerksamkeit.

Als der horizontal gelagerte zweizellige Embryo — und zwar eine Kleinigkeit später als sein Zwillingsbruder — zur Teilung schritt, lieferte er, dem typischen Programm entsprechend, zunächst eine T-Figur. Aber auch diesmal stand die Spindel der kleineren Zelle von Anfang an etwas geneigt, so dass begreiflicherweise schneller als sonst das T-förmige in das rhombische Arrangement überging (Fig. 53 bis 55). Bald darauf erfolgte die vorschriftsmässige Längsteilung beider Ektodermzellen (Fig. 56), und das junge Furchungsgebilde hätte zu dieser Zeit — von seiner anderthalbfachen Grösse abgesehen — mit dem typischen Stadium übereingestimmt, wenn nicht an seinem hinteren Ende die beiden fremden Blastomere sich angeschmiegt hätten, als gehörten sie dazu.

Über Nacht klüfteten sich beide entomesodermalen Zellenpaare. Dabei traten offenbar bedeutende, mir leider unbekannte Verschiebungen der Elemente ein; denn als ich am andern Morgen die entstandene achtzellige Säule musterte, da fand ich kein Merkmal, das die Nachkommenschaft der zwei fremden Schmarotzer von dem rechtmässigen Bestande des horizontalen Embryo noch zu unterscheiden gestattet hätte. Von dieser Zeit an fehlt also eine genaue und sichere Ableitung der beiderseitigen Genealogie. Dagegen bot sich zunächst noch die Möglichkeit dar, wenigstens die gruppenweise Zusammengehörigkeit innerhalb des fraglichen Zellmaterials festzustellen. Auf der einen Seite des Embryo hatten sich nämlich vier dotterreiche Zellen in höchst auffallender Weise zu einer schnurgeraden Reihe mit parallelen Zellgrenzen zusammengefügt, ein Verhalten, das bekanntlich nicht nur für die entomesodermale Gruppe des normalen achtzelligen Stadiums typisch ist, sondern auch bei T-Riesen sehr häufig wiederkehrt. Diese Reihe erstreckte sich vom kaudalen Ende bis dicht an die hellen Zellen

des Ektoderms. Ich wusste, wie gesagt, nicht, ob diese vier Zellen dem einen oder dem anderen Zwilling zugehörten, aber soviel scheint mir sicher zu sein, dass sie untereinander verwandt waren; daraus ergibt sich natürlich die gleiche Forderung für die noch übrig bleibenden Blastomere, die neben der geraden Reihe in weniger regelmässiger Gruppierung lagen und ebenfalls heranreichten bis an das Ektoderm.

Demnach erkennen wir, dass eine eigentümliche und wichtige Modifikation der Lagebeziehungen eingetreten war. Gleich nach der Amputation hatten die beiden dotterreichen, entomesodermalen Gruppen, die der monströse Zellkomplex ausser seinem Ektoderm enthielt, hintereinander gelegen, dergestalt, dass nur die eine von ihnen, nämlich die von Rechtswegen dazu bestimmte, mit den Zellen des Ektoderms in Berührung stand. Jetzt aber lagen die nunmehr vierzelligen Gruppen nebeneinander, und beide berührten das Ektoderm. — Es war klar, dass unter so veränderten Umständen die Gegenwart der überzähligen Blastomere den Ablauf der Entwickelung weit tiefer, als ich früher dachte, beeinflussen musste.

Während der nächsten Tage entwickelte sich der ektodermale Bezirk zu einem Aggregate heller Furchungskugeln, das immer kleinzelliger wurde und einen wachsenden Hohlraum gewann, bis schliesslich eine dünnwandige, ringsum halsförmig abgesetzte Blase zur Ausbildung kam (Fig. 58 bis 61). Es war dies dieselbe Art, in der das Ektoderm der T-Riesen vom ersten Typus sich zu entfalten pflegt. Unser Zwilling war also zum T-Riesen geworden, nicht etwa, wie die andern, weil er die Orientierung im Stadium IV versäumt hätte, sondern weil die fremden Zellen, die sich mit seinem Entomesoderm verklebt hatten, ihn nachträglich hinderten, die typische Lagebeziehung zwischen seinen beiden Hälften herzustellen.

Inzwischen war innerhalb der dotterreichen Region infolge neuerlicher Zellverschiebung das reihenweise Arrangement verloren gegangen. Als dann die Klüftung auch hier von Stufe zu Stufe weiter schritt, drängten sich die Elemente zu einer einzigen geschlossenen Masse zusammen, die etwa die Form einer kurzen Walze besass und nur am kaudalen Ende — d. h. im Gebiete der Schwanzzelle — eine geringe Erweiterung zeigte (Fig. 59, 60). Aber von irgend einer Duplizität der Entwickelungsweise, wie ich sie eigentlich erwartet hatte, etwa von einer längsverlaufenden Einschnürung oder sonstigen Demarkation, die das Gebiet der beiden homodynamen Gruppen voneinander geschieden hätte, — keine Spur. Das Ganze war vielmehr solid und von glatten Umrissen, als wenn das alles rechtmässig zusammengehörte; — und mir dämmerte eine Ahnung auf, was für ein seltsames Produkt hier im Entstehen war.

Am sechzehnten Beobachtungstage hatte der „Embryo“ folgende Form und Bildung erreicht (Fig. 61): Der hintere Abschnitt des Leibes war noch immer walzenförmig gestreckt. Aber er bestand nicht mehr, wie früher, aus einer gleichartigen Masse dunkelkörniger Zellen, sondern die peripherste Schicht war lichter geworden. Besonders am Hinterende überzog ein deutlich abgesetzter, aber unregelmässiger heller Saum die dunkle Innenmasse, — genau so, wie in der normalen Entwickelung der dotterreiche Komplex der inneren Organanlagen rückwärts vom „sekundären Ektoderm“ umkleidet wird. Das ansehnliche, auf den vorderen Bereich des Körpers beschränkte Blastocoel war leer. Und so würde denn die Ähnlichkeit des Ganzen mit einem Riesen vom I. Typus eine weitgehende gewesen sein, wenn eben nicht inbezug auf die Grösse zwischen dem doppelwertigen hinteren Abschnitte des Körpers und der ektodermalen Blase ein so handgreifliches Missverhältnis bestanden hätte.

Dieser sechzehnte Tag war, wie ich schon erwähnt habe, der Todestag meines Dreifachriesen. Ich hatte im Aussehen seiner Zellsubstanz mir nur zu wohl bekannte Anzeichen einer beginnenden Degeneration bemerkt und entschloss mich, ehe grösserer Schaden entstehen mochte, ihn unverweilt zu konservieren und zu färben. Wirklich war das Präparat, das ich erhielt, soweit die feinere Struktur des Chromatins — besonders auch der Richtungskörper — in Frage kam, nicht mehr tadelfrei. Aber die Zellgrenzen traten vollkommen scharf hervor, und da auch die Form der Kerne und die Plasmabeschaffenheit offenbar kaum gelitten hatten, so war das gefärbte Objekt immerhin geeignet, auf die vorausgegangenen Entwickelungsprozesse so viel Licht zu werfen, als man bei einer derartig monströsen Bildung erwarten darf.

An dem seltsamen Gebilde (Tafel V, Fig. 62 und 63; Fig. 64 stellt einen stärker vergrösserten optischen Durchschnitt dar) fällt zunächst die ektodermale Blase ins Auge; sie ist tiefrot gefärbt, einschichtig und sitzt mit ihrer weiten Öffnung gleich einer hohen, etwas schiefgezogenen Mütze über dem Vorderende der kompakten Leibesmasse. Wie aus der Beschaffenheit der Kerne hervorgeht, befindet sich das Ektoderm in einer Ruheperiode, und da die Zahl seiner Zellen sicher sehr viel mehr als 64 beträgt, so ist anzunehmen, dass der gesamte Familienbestand auf 128 Glieder gekommen war. Die Grenze des Ektoderms war gegen den Rumpf hin nicht überall scharf markiert; sondern stellenweise schien die dunkle, aus rundlichen Elementen erbaute Epithelschicht kontinuierlich in eine superfizielle Lage flacherer und hellerer Zellen überzugehen. Es liegt darin nichts programmwidriges; denn, wie die Arbeit von H. Müller zeigen wird, ist in der That das primäre Ektoderm älterer Embryonen in analoger Weise an der Bildung der hellen Oberflächenschicht beteiligt.

Gleichsam den Kern des walzenförmigen Rumpfabschnittes bildete ein Aggregat von sechzehn ziemlich grossen Furchungszellen (Fig. 64, E), das ringsum von kleineren und meist auch flacheren Elementen schalenartig überzogen wurde, an einer beschränkten Stelle jedoch unbedeckt zu Tage trat. Es war leicht, in dieser Gruppe von Blastomeren mit ihrer kaum gefärbten, eigentümlich homogenen Plasmasubstanz, den relativ kleinen Kernen, ferner nach ihrer ganzen Lage und dem Umstande, dass eben diese Zellen bei Lebzeiten des Embryo bis zuletzt mit dunklem Dotter beladen waren, das Entoderm zu erkennen. Auffallend war nur die grosse Zahl dieser Zellen. Normalerweise beträgt auf einem Stadium, das dem unsrigen entspricht, die Zahl der Darmzellen nicht sechzehn, sondern nur acht, und geht erst zu einer viel späteren Zeit zur sechzehnzelligen Stufe über. Wenn man aber, um das Plus zu erklären, etwa eine verfrühte Klüftung bei unserem Riesen annehmen wollte, so liesse das wiederum die Grösse der Zellen nicht zu. Denn jede von den sechzehn Zellen besass einen Umfang, wie er, mit dem Ektoderm verglichen, auf der achtzelligen Stufe für sie passend gewesen wäre. So lag es denn auf der Hand, dass unser Embryo in der That mit einem doppelten Bestande von Darmzellen gesegnet war, — entsprechend der doppelten Abstammung des seinen Rumpf bildenden Zellmaterials. Und beide Portionen von Entoderm hatten sich zu einem einheitlichen Komplex, einer einzigen Darmanlage zusammengeschlossen.

Dort, wo der Rand der ektodermalen Blase sich an die Hauptmasse des Körpers schmiegte, lag in der Tiefe ein Nest von einigen dreissig dunkleren Zellen, zum Teil zwischen den Darm und seine Umhüllung eingezwängt, zum Teil bildeten sie mit abgerundeten Oberflächen, nach Art eines holperigen Pflasters, den Boden der Furchungshöhle. Von dieser Abteilung fiel eine

mittlere Gruppe (Fig. 64, St?) durch die Kleinheit ihrer Elemente und durch besondere Färbung auf, und da sie zugleich in ihrer ganzen Anordnung eine engere Beziehung zum Darm erkennen liess, so schien mir ihre Deutung als Anlage des Stomatodäums — dann aber wiederum eines doppelzelligen — nicht allzu gewagt.

Was von der Abteilung noch übrig blieb, glich nach Plasmabeschaffenheit und relativer Grösse, ganz besonders aber nach Form und Lagerung seiner Elemente, so sehr den mesodermalen Zellen der typischen Ontogenese (Fig. 64, Mes?), dass ich über ihre Zugehörigkeit nicht lange im Zweifel war. Und auch in dieser Gruppe der gleiche embarras de richesse. An einer Seite schienen sogar zwei echte „Mesodermstreifen", ganz mit der typisch abgeplatteten Zellenform, nebeneinander zwischen Darm und Haut ihre Stelle gefunden zu haben.

Nun zeigte sich, wie ich schon erwähnte, die rundliche Masse des Entoderms fast allseitig von einer Schicht anders geformter Blastomere umhüllt. Von diesen waren viele so platt, hell und kleinkernig, wie in der normalen Entwickelung die Zellen des sekundären Ektoderms, jenes Derivates der unteren Zellfamilie, das nach Boveris Entdeckung am Aufbau der Körperhaut in hohem Masse beteiligt ist. Nur an dem abgestumpften Hinterende des Embryo war die Bildung der Körperbedeckung eine andere und recht überraschende. Hier fand ich die Zellen doppeltgeschichtet, die innere Lage platt und mit der allgemeinen Hautschicht in natürlichem Zusammenhang, die äussere, mehr hochzellige, wie unvermittelt darüber gesetzt (Fig. 64). Und diese beiden Schichten waren durch eine so ungemein scharf markierte Grenze von einander getrennt — ich weiss nicht, war es ein Zwischenraum oder eine besondere homogene Membran, — dass mir nichts anderes übrig blieb, als vorläufig anzunehmen, dass hier zwei homodyname Zellfamilien, beide in gleicher Weise und an gleichem Ort zur Lieferung einer einschichtigen Hautfläche bestimmt — sich übereinander entwickelt hatten.

Von ganz besonderem Interesse aber war die Frage nach dem Verhalten der beiderseitigen Geschlechtsanlagen. An der nach oben gekehrten Seite des Embryo, dem Hinterende genähert, lagen dicht zusammen zwei grosse Furchungszellen, die grössten des Komplexes, zugleich die einzigen, deren hoher Chromatingehalt ihre nicht-somatische Natur erkennen liess (Fig. 62); und beide standen in transversaler Mitose. Dass in diesen zwei Blastomeren zwei Urgeschlechtszellen zu erblicken seien, jede im Begriff, durch eine letzte Teilung der definitiven, typisch zweizelligen Genitalanlage ihres Ressorts den Ursprung zu geben, lag nahe, und es wäre sehr hübsch gewesen, wenn die beiden durch tadellose Erhaltung ihres inneren Baues geglänzt und etwa ohne weiteres die Zählung ihrer Chromosomen gestattet hätten. Leider schienen gerade sie besonders frühe der Degeneration verfallen zu sein: bei seitlicher Betrachtung liessen ihre dicken, wie verquollenen Äquatorialplatten überhaupt keine Analyse zu. Schliesslich gelang es mir doch, das gammaförmige winzige Riesenei in einem Tropfen Glycerin vorübergehend in eine solche Stellung zu bringen, dass ich die Flächen der beiden Kernplatten — durch mehrere Lagen von Embryonalzellen hindurchschimmernd — zu Gesichte bekam. Dabei erwies sich in der That die eine der Blastomere als unzweifelhafte Keimbahnzelle mit der überraschend geringen Zahl von drei Chromosomen. In der zweiten sah ich den Raum der Platte gleichmässig von einer krümeligen Masse zerfallenen Chromatins erfüllt, an der ich freilich keine deutlichen Umrisse von Keimbahnschleifen erkennen konnte; aber ebenso wenig — und das ist besonders wichtig — fand ich die geringste Spur jener klumpenweisen Verdichtung in der Peripherie, die für die Diminutionsteilung der Ursomazellen immer

bezeichnend ist. Im ganzen war deshalb die Herkunft dieser halbzersetzten Platte von einer Keimbahnmitose an sich wahrscheinlicher. Und wenn man nun bedenkt, dass das Vorhandensein einer doppelten Keimbahn nach allem übrigen überhaupt kaum in Frage stand und es sich hier nur darum handelte, die zugehörigen Zellen aufzufinden, so darf man, meine ich, ruhig behaupten, dass unsere beiden grossen, nicht somatischen Furchungskugeln wirklich die gesuchten zwei Urgenitalzellen waren. — Höchstens ein Umstand scheint dieser Deutung hinderlich: Wir nehmen hier an, dass die Urkeimzellen (P_4) beider Zwillingsindividuen in ihrer letzten, die definitive Geschlechtsanlage liefernden Teilung begriffen sind. Dieser Vorgang sollte jedoch, nach dem gleichzeitigen Zustande des verwandten Zellmaterials oder gar des Ektoderms zu schliessen, längst beendigt sein. Es ist aber leicht zu sehen, dass unser Embryo inbezug auf das Altersverhältnis der einzelnen Gruppen überhaupt ein atypisches Gepräge trägt, und auch begreiflich, ist er doch im Zustande des Absterbens getötet worden. So erklärt sich auch die rhythmische Verfehlung der Urgeschlechtszellen zwanglos als Ausdruck einer ungleichmässig vorgeschrittenen Degeneration. — Wir halten also an unserer Deutung fest und konstatieren nun, dass auch in diesem Falle geschehen war, was das Verhalten der übrigen homodynamen Abteilungen erwarten liess: die Urgeschlechtszellen beider Zwillinge hatten sich zu einer Gruppe zusammengefunden.

So erbrachte denn die Untersuchung des gefärbten Präparates einen, wie ich glaube, klaren und zwingenden Beweis für dasjenige, was ich bei Lebzeiten des Riesen nur sehr widerstrebend aus dem äusseren Anschein geschlossen hatte. Es war in der That ein einheitlicher Embryo, — aus einer vorderen und zwei hinteren Hälften ein morphologisches Individuum gebildet worden. Die Nachkommenschaft des fremden, überschüssigen Zellenpaares hatte sich nicht, wie ich zu allererst dachte, als ein verkrüppelter „Parasit“ dem diesseitigen Individuum angehängt, sondern sie war mit allen ihren Zweigen so innig in den Stammbaum der gleichwertigen aber heimatsberechtigten Zellfamilie hineingewachsen, dass auf den ersten Blick der ganze Überschuss wie verschwunden war, und jedes Merkmal fehlte, die Herkunft der Blastomere von dieser oder jener Seite im einzelnen nachzuweisen. Beide Gruppen hatten verbündet ein Embryonalgebilde aufgebaut, das die Derivate der „unteren“ Zellfamilie in doppelter Blastomerenzahl, aber je nach den Kategorieen vereinigt und in einer gegenseitigen Lage enthielt, die von der typischen nicht stärker, als es bei T-Riesen gebräuchlich ist, verschieden war.

ANALYTISCHER TEIL.

Erstes Kapitel.

Ziele und Wege.

1.

Der analytische Teil meiner Arbeit enthält einen Versuch, die Entwicklungsmechanik des Ascariskeimes in erster Annäherung darzustellen.

Wir gehen dabei in einer Reihenfolge vor, die sich vielleicht auch anderwärts empfehlen möchte. Zu Anfang werden sämtliche Einzelfaktoren der Formbildung, d. h. jene besonderen Geschehensarten, die durch ihr typisch geregeltes Eingreifen bewirken, daß aus dem grundlegenden und als gegeben hingenommenen Prozesse der Zellvermehrung nicht ein ordnungsloses Aggregat gleichgroßer, gleichbeschaffener Zellen, sondern eben der typisch differenzierte Embryo entsteht, für sich der Analyse unterworfen. Hierdurch erringen wir uns erst das Material zu einer umfassenden und möglichst zuverlässigen Gesamtbeurteilung der Ontogenesis. — Solche „formbildende Faktoren" sind in der Geschichte des Ascariskeimes die folgenden. Zunächst eine Reihe von näheren Bestimmungen des Klüftungsvorganges selbst: die Zellteilungen treten nach einem typisch differenzierten Rhythmus ein, die Richtung der Spindel ist durchweg eine vorgeschriebene, und manchmal differiert die Größe der beiden Tochterzellen; die Mitose erfolgt mit oder ohne Diminution, und während ihres Verlaufes kann der Gehalt der Zelle an Dotterkörnchen sich in bestimmter Weise so verteilen, daß eine größere Menge auf die eine Tochter, eine kleinere auf die andere übergeht. Es gibt ferner formbildende Geschehensarten, die außerhalb der Klüftungsperioden an fertigen Blastomeren in Erscheinung treten: die Zellen modifizieren oft nachträglich ihre äußere Gestalt und nehmen vermittels typisch gerichteter Bewegungsvorgänge bestimmte gegenseitige Stellungen ein.

Indem wir dazu übergehen, die Ursachen aller dieser Geschehensarten so weit als möglich aufzudecken, unterstellen wir die kommende Analyse in rigorosester Form dem **Prinzipe der Sparsamkeit.** Unbekümmert um irgend ein dogmatisches oder sonstwie gebildetes Vorurteil wollen wir in nüchterner Geschäftsmäßigkeit die von Fall zu Fall erreichbare einfachste Erklärung suchen, uns allemal für diejenige Hypothese entscheiden, die in ihren Anforderungen an struktureller Komplikation über das im Ascariskeim sichtbar vorhandene oder bereits nachgewiesene Maß am wenigsten hinausgeht. Neue Geschehensgründe führen wir nicht eher ein, als bis die Unmöglichkeit, mit den alten auszukommen, erwiesen ist.

Dieses Prinzip, dessen absolut zwingende Verbindlichkeit zwar theoretisch von niemandem bestritten, das aber in praxi keineswegs immer und überall mit der nötigen Strenge gehandhabt wird, verpflichtet uns zunächst, an der ausschließlichen In-

anspruchnahme chemisch-physikalischer Faktoren mit äußerster Zähigkeit festzuhalten. Denn offenbar ist eine maschinelle, den sicheren Boden der Physikochemie nicht verlassende Erklärung selbst bei beliebig hoch gesteigerter Komplikation immer noch ökonomischer, als die Neueinführung einer selbständig-vitalistischen Wirkungsweise. Und gerade hier wird von einigen Autoren gegen das Sparsamkeitsprinzip gefehlt: „sie resignieren zu früh", wie Roux einmal sagt, und rufen schon den Vitalismus zu Hilfe, ehe sie ernstlich versucht haben, einen hinreichend hoch komplizierten und leistungsfähigen Mechanismus auszudenken.

Im speziellen aber ergibt sich für den Bereich der physikochemischen Erklärungsversuche folgender modus procedendi.

Zu allererst wird immer probiert, ob der zu analysierende Formbildungsvorgang sich etwa ohne jede Vermehrung der strukturellen Komplikation über das Sichtbare hinaus und ohne Zuhilfenahme von Wirkungsarten, die in irgend einer Weise hypothetisch sind, erklären läßt. Dieser günstigste aller Abschlüsse würde dann erzielt, wenn es gelänge, den betreffenden Vorgang als rein mechanischen Effekt auf Zug- oder Druckzustände zurückzuführen, deren Ursprung, typische Lokalisation und Richtung in der sichtbar vorhandenen Mannigfaltigkeit des Keimes ihre Begründung fänden. Mechanisch differenzierenden Wirkungen solcher Art könnte die Zelle in zweifacher Weise unterworfen sein. Erstens von ihrer Umgebung her: indem die Berührung zwischen Keim und Schale oder das innige Nachbarschaftsverhältnis der Zellen untereinander einen Druck, vielleicht auch einen Zug bedingte, oder indem von Zelle zu Zelle wirkender Druck und Zug mit den Klüftungsvorgängen oder den Zelldislokationen verbunden wäre. Sodann aber auch innerlich; denn wie gesagt sind die Dottermassen auf die Bezirke des Embryo und sogar innerhalb gewisser Zellen typisch ungleich verteilt, so daß aus einer mechanischen Wechselwirkung zwischen dem Dotter und den plasmatischen Teilungsorganen typische Differenzierung entstehen könnte. — Formbildungsvorgänge der hier skizzierten allereinfachsten Art, bei denen die lebendige Zelle wie ein totes Objekt in ihr besonderes Schicksal hineingetrieben wird, bezeichnen wir als „passive".

Wenn nun ein bestimmtes Geschehnis durch keinerlei mechanische, in der sichtbaren Mannigfaltigkeit des Keimes begründete Faktoren erklärt werden kann, so tritt als nächste Hauptstufe der ökonomischen Skala die Hypothese ein, daß außer der sichtbaren Komplikation im Embryo noch unsichtbare vorhanden sei: feinste Strukturen der Plasmasubstanz und chemische Differenzierungen, deren zur Zeit noch ungelöstes Dunkel das mechanistische Ursachengetriebe in sich aufnimmt und unserem Einblick entzieht. Wir wollen alle solche Geschehnisse, bei denen die unbekannte Komplikation des lebenden Protoplasma den Effekt ganz oder zum Teil bestimmt, „aktive" nennen; ohne daß natürlich mit dieser sprachlichen Unterscheidung die Existenz einer scharfen Grenze zwischen aktiven und passiven Vorgängen präjudiziert werden sollte.

Unter allen aktiven Geschehnissen aber sind diejenigen wiederum die sparsamsten, bei denen die sichtbar vorhandene Mannigfaltigkeit wenigstens zur Mitwirkung in Gestalt von Reizen herangezogen wird; denn in dem Maße, wie dies geschieht, kann die neugeforderte unsichtbare Plasmakomplikation entlastet werden. Solcher möglichen Reizwirkungen gibt es zweierlei: entweder stimmt die Zelle, die etwas aktiv Formbildendes voll-

bringt, in ihrer Beschaffenheit mit anderen überein und wird durch den empfangenen Reiz aus der Korona der Gleichbefähigten zu ihrer besonderen Leistung ausgewählt — „formativer Reiz" —; oder die Zelle trägt von Geburt an die strukturellen Gründe ihres aktiven Sonderverhaltens in sich selbst, bedarf aber zur vorschriftsmäßigen Betätigung zeitlicher oder räumlicher Orientierungsmittel, die sie der sichtbaren Komplikation des Embryo entnimmt. Es ist klar, daß die zuerst genannte Art von Reizwirkungen eine größere Gleichartigkeit des Keimes zuläßt, d. h. ökonomischer ist, als die zweite. Darum sind wir zu dem Bestreben verpflichtet, jedes als aktiv erkannte Geschehnis der Formbildung womöglich auf das Spiel formativer Reize zurückzuführen. Gelingt es nicht, so sehen wir zu, ob der sichtbar vorhandenen Mannigfaltigkeit nicht wenigstens in der bescheidenen Rolle von zeitlich auslösenden oder Richtungsreizen ein Anteil an der Kausalität des Geschehnisses gesichert werden kann.

Allein es besteht die Möglichkeit, daß diese haushälterischen Versuche wiederum vergeblich sind, und daß wir uns daher zuguterletzt entschließen müssen, den ganzen Aufwand an Komplikation, dessen ein Vorgang zu seiner Einleitung und Durchführung bedarf, als hypothetisches Novum in die Mannigfaltigkeit des Ascariskeimes hineinzutragen. Hierbei könnte der geforderte Mechanismus samt allen seinen Detailbestimmungen in einer einzigen Zelle enthalten sein. Andererseits schlösse aber die Sachlage eine Verteilung der Kausalität auf zwei oder mehrere Zellen, d. h. die Verwendung äußerer Reize, auch jetzt nicht aus: nur eben mit dem Unterschied gegen früher, daß diejenigen Strukturen und Komplikationen, von denen der Reiz geliefert werden soll, nicht sichtbar vorhanden wären; und unter Umständen könnte ein Erklärungsversuch dieser Art von ökonomischem Werte sein.

Wenn endlich alle jene Erlebnisse, durch deren Eintritt — sei es während oder nach der Geburt — eine bestimmte Ascariszelle von anderen verschieden wird, im Sinne unseres Programmes physiologisch gekennzeichnet sind; wenn überdies erörtert ist, inwieweit etwa die Zustände der Umgebung die Rolle von Vorbedingungen spielen; und wenn diese Einzelanalyse so weit als nötig und möglich auf sämtliche Blastomere des Stammbaumes ausgedehnt werden konnte: dann erst gelangt die allgemeine Hauptfrage zur Entscheidung, ob und in welchem Grade die Entwickelung des Ascariskeimes Selbstdifferenzierung genannt zu werden verdient.

An geeigneter Stelle wird auch die wichtige Frage nach dem Vorkommen regulatorischer Prozesse zu beantworten sein.

2.

Nachdem wir die Ziele unserer Analyse dargelegt haben, betrachten wir kurz die vorhandenen Mittel zu ihrer Durchführung.

Von der Verwendbarkeit normal-deskriptiver Tatsachen für analytische Zwecke halten die Entwickelungsmechaniker zumeist nicht viel. Bei Ascaris bedingen jedoch die Umstände, daß die deskriptive Methode in manchen Fällen Erfolg verspricht, besonders da, wo es gilt, rein passive Zusammenhänge auszuschließen. Die Möglichkeit mechanischer Bewirkung von Formbildungsvorgängen ist für den Ascariskeim von vornherein ziemlich be-

schränkt. Nicht alle vorhandenen Differenzierungsarten eignen sich überhaupt dazu. Und da andererseits die Summe derjenigen sichtbaren Mannigfaltigkeit, von der eine Zelle mechanisch in ihrem formbildenden Verhalten beeinflußt werden könnte, besonders in frühen Stadien eine geringe, und ferner die Wirkungsweise mechanischer Faktoren im allgemeinen leicht zu überblicken ist, so führt wohl hie und da die aufmerksame Betrachtung der Einzelzelle schon zu der begründeten Ansicht, daß ihr Verhalten gar nicht auf passivem Wege bewirkt sein kann. Durch Vergleichung vieler Zellen, bei denen eine bestimmte Art der Formbildung unverändert wiederkehrt, während die in Betracht kommenden mechanischen Verhältnisse vielleicht verschieden sind, wird die deskriptive Argumentation umfassender und zwingender. Unzweifelhaft analytischen Wert aber gewinnt die normale Entwickelung von Ascaris durch den günstigen Umstand, daß ihr deskriptiver Ablauf in weiten Grenzen variiert. Schon innerhalb der Nachkommenschaft eines einzigen Ascarisweibchens findet man, da der typisch vorgeschriebene Teilungsrhythmus nie strikte eingehalten wird, gleichaltrige Keime von recht verschiedener Konfiguration. Von Ascaris zu Ascaris aber nehmen die Unterschiede erhebliche Grade an; denn zu der rhythmischen Ungenauigkeit treten noch Differenzen des Dottergehaltes und der Dotterverteilung, der relativen Zellengröße, Zellgestalt oder anderer, minder auffälliger Details, und für gewisse Einzelbestimmungen wird die Schwankung so ausgedehnt und allgemein, daß man kaum noch weiß, welche Form des Ablaufs man unter all den möglichen „normalen“ als die wahrhaft „typische“ betrachten soll. In dieser Veränderlichkeit, ja Unbeständigkeit zahlreicher deskriptiver Einzelheiten liegt nun ein Arbeitsmaterial, das bei vorsichtiger Ausnutzung eben so klare Antwort auf gewisse Fragen geben kann, wie das Experiment, und zwar in doppelter Weise. Erstens wird sich zuweilen zeigen lassen, daß ein veränderlicher Vorgang nicht als Wirkung auf einen vorausgegangenen konstanten Faktor bezogen werden darf; zweitens aber können variable Zustände des Keimes ihrerseits nicht Ursache gewisser beständiger Formbildungen sein.

Weitaus das fruchtbarste und für nicht wenige Fragen allein verwendbare Material aber liefern natürlich diejenigen Ascariskeime, bei denen die Abweichung vom Typus aus einem inneren oder äußeren Grunde über die Grenzen des „noch normalen“ hinausgeht, so daß tiefgreifende Veränderungen der Konfiguration mit entsprechend schweren Folgeerscheinungen zu stande kommen: das sind die abnormen oder monströsen Keime. Freilich heißt es hier keineswegs „je mehr je besser“. Daß die Abnormität nicht in Degeneration und sinnlose Zellvermehrung ausarten darf, ist selbstverständlich. Doch setzt die analytische Brauchbarkeit monströser Gebilde eine noch weitergehende Einschränkung ihres atypischen Verhaltens unbedingt voraus: an jedem, der Prüfung zu unterwerfenden Zweige des Zellenstammbaumes muß von der Summe typischer Vorschriften, die das normale Programm für diese Stelle enthält, mindestens so viel übrig geblieben sein, daß man die morphologische Bedeutung des Zweiges gerade noch bestimmen und sein Schicksal mit dem des entsprechenden normalen vergleichen kann.

Diese Bedingung wird zunächst von den typisch entwickelten echten Ascarisriesen, die ich früher (1898b) geschildert habe, auf das vollkommenste erfüllt. Hier gleicht die abnorme Genealogie in allen formbildenden Einzelheiten der regulären — mit Ausnahme der konstanten und deshalb in keiner Weise störenden Größendifferenz. Unter

solchen Umständen kann jedes einzelne Blastomer dieser Riesen eben so leicht mit seiner Formel bezeichnet werden, als an normalen Keimen.

Brauchbar sind auch gewisse, allerdings seltene Monstrositäten von Einzeleiern, bei denen ein Teil der Zellfamilien aus unbekannten Gründen in falsche Bahn gerät oder gar völlig stehen bleibt, während die übrigen Keimbezirke sich weiterhin typisch entfalten (Taf. V, Fig. 65—67). Form und Gruppierung der letzteren lassen über ihren morphologischen Wert keinen Zweifel. Und so ergibt sich wiederum die Möglichkeit, durch den Vergleich der regelrechten mit der abnormen Entwickelung Auskunft zu gewinnen, ob jene Nachbarschafts- oder sonstigen Verhältnisse, in denen das Monstrum eigene Wege geht, an der Formbildung kausal beteiligt sind oder nicht.

Unser wertvollstes Material aber sind diejenigen Keime, bei denen durch einen Eingriff von außen — sei es der hindernde Kontakt mit einem zweiten Individuum, sei es der Druck der abnorm gestalteten Eischale — eine tiefgehende und dauernde Alteration der Zellengruppierung erzwungen worden ist; die Zwillinge und vor allem die T-Riesen. Denn trotz der starken Abnormität dieser Gebilde, die uns die reichste Ausbeute kausaler Ergebnisse verspricht, sind wir im stande, die morphologische Bestimmung ihrer Ontogenesis, wenn nicht für jedes einzelne Blastomer, so doch in weitem Umfange durchzuführen. Für die Ventralfamilie, deren Angehörige durch relative Größe, Dottergehalt, Kernbeschaffenheit und Form normalerweise nicht minder charakterisiert sind als durch ihre Lage, gelingt die Indentifizierung noch auf den höheren Stufen und oft sogar dann, wenn man die Entfaltung der einzelnen Familienzweige nicht unmittelbar im Leben verfolgen konnte. Das primäre Ektoderm mit seinen gleichförmigen, fast nur an der typischen Gruppierung erkennbaren Elementen bereitet natürlich — und leider! — viel größere Schwierigkeit; doch besteht wenigstens über die Grenzen der Familie, mit Ausnahme weit vorgeschrittener Stadien, kaum je ein Zweifel. Und da es bei dauernder Kontrolle lebendiger Riesen immerhin möglich ist, die ersten zwei oder drei Teilungsstufen des ektodermalen Stammbaumes mit Sicherheit festzustellen, so gilt von der Gesamtheit des T-Riesenmaterials, daß bei den jüngeren und für die Analyse wichtigsten Stadien jede einzelne Zelle, bei älteren wenigstens ein großer Teil bekannt ist und genealogisch mit dem normalen Schema verglichen werden kann.

Die kausalen Aufschlüsse aber, die wir von den T-Riesen und Zwillingen erwarten, sind folgende. Zunächst wird uns das reiche Material bei der Entscheidung der Frage, ob das formbildende Verhalten der Zellen rein passiv durch mechanische Einwirkung von außen her verursacht werde, vielfältige und zuverlässige Dienste leisten. Denn offenbar müßte jeder solche Vorgang von der Konfiguration der unmittelbaren Umgebung, dem Lageverhältnis der Zelle zu allen oder einigen ihrer Nachbarinnen hochgradig abhängig sein: verändert sich, wie das bei T-Riesen in ausgedehntestem Maß geschieht, die vorgeschriebene Ordnung der Nachbarzellen, oder werden einzelne Blastomere völlig entfernt, so ändert auch ein typischer, zur Formbildung benötigter Druck oder Zug seine Stärke, vielleicht seine Richtung, eventuell verschwände er ganz, und es würde unmöglich, daß der betreffende Vorgang in typischer Form von statten ginge. Wenn sich nun zeigen läßt, daß irgend ein typischer Prozeß in der Geschichte der T-Riesen trotz ganz beliebig veränderter Umgebung vorschriftsmäßig wiederkehrt, so kann dieses Geschehnis nicht rein mechanisch

von außen her verursacht sein. — Minder uneingeschränkt ist die Verwendbarkeit der T-Riesen, wenn es sich nicht um mechanische Bewirkung, sondern um die Frage handelt, ob ein als aktiv erkannter Vorgang in völliger Unabhängigkeit von der Umgebung geschieht, oder ob es irgend welcher von anderen Teilen des Keimes ausgehender Reize bedarf, um ihn hervorzurufen und typisch zu dirigieren. Denn solche die Zelle treffende Reizwirkungen wären wohl immer oder doch vorwiegend chemische; als solche würden sie weniger, als die mechanischen Wirkungen an unmittelbare Berührung von Zelle zu Zelle gebunden sein und brauchten bei einer Störung der typischen Konfiguration nicht gleich zu verschwinden. Aus der vorschriftsmäßigen Wiederkehr eines aktiven Prozesses bei den T-Riesen folgt darum im allgemeinen nur die Wahrscheinlichkeit, nicht Sicherheit, daß jener Vorgang von äußeren Reizwirkungen unabhängig ist. Aber diese Wahrscheinlichkeit kann unter Umständen eine außerordentlich große sein. In einem der uns zu Gebote stehenden Fälle grenzt sie sogar an Gewißheit: bei unserem Dreifachzwilling wurde das untere Individuum in zwei der ersten Klüftung entsprechende Hälften vollkommen aufgeteilt, die sich in weiter Entfernung voneinander, durch den Schalenengpaß getrennt, entwickelten; und niemand wird auf den Gedanken kommen, es habe eine normalerweise vorhandene formbildende Reizbeziehung zwischen diesen beiden Hälften typisch fortgewirkt. — Übrigens sind in einer wichtigen Spezialfrage: bezüglich der Beteiligung äußerer Richtungsreize, alle T-Riesen zuverlässig. Denn jede atypische Veränderung des Lageverhältnisses zwischen der den Richtungsreiz empfangenden Zelle und ihrer Reizlieferantin müßte — falls die Dislokation nicht etwa genau in der Reizrichtung selber geschehen wäre — mit einer entsprechenden Veränderung des Effektes verbunden und dadurch erkennbar sein.

3.

Zum Schlusse rücken wir ein paar besondere, dem Material anhaftende Schwierigkeiten gleich hier ins rechte Licht, damit nicht späterhin störender Aufenthalt durch sie verursacht werde.

Da ist zuerst die vielberufene Angelegenheit der „Vorbedingungen". A priori steht der Annahme nichts im Weg, daß die normale Entfaltung und Gruppierung des Ascariskeimes mechanische oder chemische, allgemeine oder spezieller lokalisierte Zustände mit sich bringt, die zwar nicht selbst die Rolle formbildender Faktoren spielen, dennoch aber nicht fehlen dürfen, wenn ein bestimmter aktiver Formbildungsprozeß typisch von statten gehen soll. An solche innere Vorbedingungen wären die Mechanismen aktiver Differenzierung in ähnlicher Weise „angepaßt", wie das Sichentwickeln des ganzen Keimes an chemische, termische oder sonstige Zustände des äußeren Mediums. Zum Beispiel könnte im regelrechten Ascariskeim ein formbildender Mechanismus vorhanden sein, der zwei voneinander entfernte Zellen zwingt, aktiv zusammenzukriechen; aber die Kraft und besondere Wirkungsart des Apparates wäre ganz speziell auf solche Druck- und Widerstandsverhältnisse eingerichtet, wie sie ein normaler Embryo stets enthält: fehlen diese „mechanischen Vorbedingungen", so unterbliebe das Zusammenwandern der Zellen, obwohl die typischen Ursachen dazu, der aktive Mechanismus, vollständig und funktionsbereit vorhanden wären. Gerade so, wie ein Fisch auf dem Trockenen nicht schwimmen kann. — Oder es möchte

das normale Verhältnis zwischen Masse und Oberfläche des Keimes Vorbedingung irgend welcher feinen Chemismen in aktiv formbildenden Zellen sein, die ohne jene geometrische Beziehung versagen. Oder die typische Gesamtkonfiguration liefert vielleicht auf eine unendlich komplizierte Weise ein chemisches Milieu, darin allein die Zellen im stande sind, formbildende Mechanismen zu typischer Verwendung zu bringen. Oder ähnliches.

Das kausale Interesse, das der Nachweis solcher Abhängigkeitsverhältnisse und ihre Erforschung im einzelnen erwecken kann, ist mäßig. Leider aber drängt sich die Frage der Vorbedingungen derartig tief in unsere eigentliche, auf Klarlegung der formbildenden Ursachen gerichtete Analyse hinein, daß wir von jener Notiz nehmen müssen, ob wir wollen oder nicht. Sie macht nämlich die Ausnutzung des uns zu Gebote stehenden Materials zur Hälfte illusorisch.

Wenn irgend ein Formbildungsvorgang bei einer bestimmten Sorte abnormer Ascariskeime ständig wiederkehrt, so folgt daraus ein Doppeltes: neben dem wichtigen Resultate, daß die Ursachen des Vorganges nicht in denjenigen Zuständen gelegen sind, in denen das abnorme Gebild sich vom Typus unterscheidet, zugleich noch das minder wichtige, daß jene als modifizierbar erwiesenen Zustände auch nicht die Rolle von Vorbedingungen spielen. Aber durch diese kaum verlangte Nebenauskunft wird die Klarheit des ersten Ergebnisses in gar keiner Weise getrübt, und so verlieren denn die typisch verlaufenden, „positiven" Fälle unseres Materials durch die Dazwischenkunft der Vorbedingungsfrage nichts von ihrer Brauchbarkeit. Wie aber, wenn ein typischer Prozeß unter gewissen abnormen Verhältnissen regelmäßig unterbleibt? Darf dann etwa der analytisch wichtige Schluß gezogen werden, daß die Ursache des typischen Geschehens ganz oder zum Teil in den von der Störung betroffenen Zuständen gelegen und hier mit ihnen verschwunden sei? Natürlich nicht; denn ebenso gut könnte ja der deskriptive Ausfall des Effektes nur darum eingetreten sein, weil der verlorene Normalzustand als eine Vorbedingung des — anderweit verursachten — typischen Ablaufes nicht zu entbehren war. Unter solchen Umständen vermöchte die Feststellung, daß irgend ein typisches Ereignis bei sämtlichen Riesen glatt in Wegfall käme, dennoch zur Aufklärung der kausalen Situation fast gar nichts beizutragen.

Eine zweite Eigenschaft unseres Materials beschert uns „negative" Fälle in größerer Zahl und — gleicher Unbrauchbarkeit. Es geschieht nicht selten, daß ein und derselbe Prozeß der Formbildung sich bei monströsen Keimen einer bestimmten Sorte schwankend verhält. Statt konsequent zu verschwinden, oder ständig wiederzukehren, finden wir ihn bei den einzelnen, gleichartig abnormen Exemplaren der betreffenden Kategorie bald typisch ausgeprägt, bald verkümmert, oder gar nicht. Dies hängt so zusammen: Jeder Ascarisriese, auch der „echteste" und völlig typisch entwickelte, ist doch von seiner ersten Entstehung an ein krankhaftes Gebilde. Denn zweifellos liegt der Daseinsgrund des Riesen, die Verschmelzung von Einzeleiern, immer in einer pathologischen Veränderung beider oder eines der sich verbindenden Keime. Nun spricht offenbar jede Wahrscheinlichkeit dafür, daß der Grad der Erkrankung nicht durchweg genau der gleiche ist, sondern wechselt: daß er von sehr gelinden Störungen, die eben noch zur Produktion eines Doppeleies genügend sind, bis zu schweren Affekten hinunterführt. Also stellt die Gesamtheit der echten, d. h. überhaupt entwickelungsfähigen Riesen wohl eine bunte Gesellschaft dar, Leicht- und Schwerkranke durcheinander, ohne daß es im allgemeinen ein Mittel gäbe, den Zustand

des Einzelnen vorweg zu diagnostizieren. Da aber mit zunehmendem Grade der konstitutionellen Erkrankung die Fähigkeit der Embryonen, typisch vorgeschriebene Leistungen zu vollbringen, sich fortschreitend vermindern wird, so ist schon a priori unwahrscheinlich, daß das Verhalten unserer sämtlichen Patienten in irgend einer Einzelfrage der Formbildung genau übereinstimmen sollte. — Hieraus ergibt sich dann für die Bewertung des Tatsachenmaterials das Folgende. Wenn ein typischer Vorgang bei einem Riesen wiederkehrt, so wissen wir bestimmt, daß dieses eine Individuum gesund genug war, um sein Pensum in dem betreffenden Punkte durchzuführen; und der analytischen Ausnutzung des Falles steht nichts im Wege. Unterbleibt aber derselbe Prozeß bei einem anderen Exemplar von gleichartiger Abnormität, so lehrt das Verhalten dieses zweiten Riesen nicht etwa das Gegenteil, sondern gar nichts: es wird als eine durch Krankheit entschuldigte Verfehlung aufgefaßt und von der Analyse ausgeschlossen.

Im ganzen gibt es also für jeden negativen Einzelfall drei mögliche Motivierungen. Entweder ist durch die abnorme Veränderung die typisch formbildende Ursache selbst vernichtet worden; oder der Normalzustand stellte eine unentbehrliche Vorbedingung dar, so daß nach seiner Störung der typische Effekt unterbleiben mußte; oder endlich, die krankhafte Disposition des betreffenden Individuums machte sich allzusehr geltend. Eine derartige Vieldeutigkeit raubt natürlich den negativen Fällen fast jeden analytischen Wert. Zum Glücke enthält unser Material, besonders auch die Geschichte der T-Riesen, klar positive Fälle in reicher Zahl.

Zweites Kapitel.

Die Kerndiminution und der Teilungsrhythmus.

Wir beginnen mit zwei in mehrfacher Hinsicht verwandten Problemen der Formbildung, deren Analyse verhältnismäßig geringe Schwierigkeit bietet, so daß sie zweckdienlich als erste Einführung in unser Arbeitsgebiet dienen können; — freilich nur darum, weil eben zur Zeit ein tieferes Eindringen in die Physiologie der beiden Geschehensarten nicht möglich ist. Diese Probleme sind erstens das Ungleichwerden der Kerne durch den von Boveri entdeckten Vorgang der „Diminution" in sämtlichen von der Keimbahn successive abgezweigten somatischen Zellfamilien; und zweitens die Differenzierung des Teilungsrhythmus.

I. Die Diminution.

Viermal wiederholt sich in der typischen Embryonalentwickelung das seltsame Ereignis, daß Kerne, die in der Ruhezeit von echten Keimbahnkernen gar nicht zu unterscheiden waren, beim Übergang zur Mitose, spätestens aber nach Ausbildung der Äquatorialplatte alle Schleifenenden abwerfen, wie etwas wertlos gewordenes, und aus dem übrig gebliebenen Chromatin eine Menge winziger, runder, zu einer kleinen Scheibe dicht zusammengedrängter Chromosome entstehen lassen. Aus solchen Elementen rekonstruieren sich blasse, kugelförmige Ruhekerne; ihr Typus erhält sich darauf in der Fortentwickelung der vier somatischen Familien ohne sichtbare neue Veränderung.

Nun läßt wohl schon der deskriptive Hergang kaum bezweifeln, daß die „Keimbahnmitose" und die Bildung ruhender „Keimbahnkerne" als primitive, einfachere Geschehensart zu gelten hat, die ohne das Eingreifen besonderer Faktoren gleichmäßig auf alle Familien des Ascariskeimes übergehen müßte; während andererseits der viermal wiederholte Diminutionsvorgang mit seinen dauernden Folgen eben durch solche besonderen Gründe in die Erscheinung gerufen wird. Diese sich aufdrängende, aber noch nicht bewiesene Vorstellung erlangt durch die Beobachtung atypischer Keime vollkommene Sicherheit. Man findet nämlich krankhaft entwickelte Furchungsstadien, bei denen die Diminution in einer oder in mehreren Ursomazellen unterblieben ist (Taf. V, Fig. 65 bis 67), und öfters stark abnorme Zellkomplexe, die lediglich Kerne vom Keimbahntypus enthalten. Aber dem umgekehrten Falle: einem atypischen Zuviel an Diminution begegnet man nie. Offenbar gehören die Faktoren, auf deren geregeltem Eingreifen die typische Diminution beruht, zu den empfindlicheren. Bei krankhafter Disposition oder

Schädigung des Eies versagen sie, worauf dann der einfachere Keimbahntypus von selber übrig bleibt.

Welcher Art mögen nun die Ursachen sein, die da bewirken, daß von zwei Bruderkernen, an denen äußerlich nicht der geringste Unterschied zu finden war, der eine zur Diminution und damit auf eine völlig neue Bahn mitotischen Verhaltens getrieben wird?

Streben wir eine ökonomische, d. h. ein möglichst geringes Maß neuer Komplikation erfordernde Erklärung an, so ist offenbar die günstigste Hypothese die, daß die zur Diminution berufenen Kerne bei ihrer Entstehung den Keimbahnkernen nicht nur anscheinend, sondern in Wirklichkeit gleichwertig sind; und daß irgendwelche Differenzierung im Keimganzen, die nachgewiesenermaßen ohnehin vorhanden ist, das divergente Verhalten der Kerne bedingt. In der Liste der möglichen Bewirkungsarten stehen, was Sparsamkeit betrifft, die rein mechanischen Faktoren allemal voran. Es fragt sich darum in erster Linie, ob ein mechanischer Druck oder Zug, der von der typisch geordneten Umgebung her die Zelle trifft, den Eintritt und Ablauf des Diminutionsvorganges unmittelbar bewirken könnte. Nun bietet ja das Chromatin der in der Diminution begriffenen Zellen zuweilen einen Anblick dar, der an mechanische Zertrümmerung recht lebhaft gemahnt. Aber die nähere Betrachtung der deskriptiven Verhältnisse lehrt sogleich die Unmöglichkeit, mit rein mechanischen Faktoren auszukommen. Denn wie Boveri (1899 p. 419) geschildert hat, beginnt die folgenschwere Neugruppierung des Chromatins — außer in der allerersten Ursomazelle — immer schon zu einer Zeit, in der die äußere Umgrenzung des bläschenförmigen Kernes noch nicht die geringste Veränderung erkennen läßt, so daß ein solcher Kern besonderen Zug- oder Druckwirkungen sicherlich ebensowenig unterworfen ist, als sein der Keimbahn angehörender Bruderkern. Der Diminutionsprozeß ist demnach unbedingt den aktiven, physiologischen Vorgängen beizuzählen.

Aber damit fällt die ökonomische Möglichkeit, den geregelten Eintritt der Kerndifferenzierung auf die gegebene typische Konfiguration der Furchungsstadien mit ihren für die einzelnen Blastomeren typisch ungleichen Kontakt- und Formverhältnissen zurückzuführen, noch nicht hinweg. Es könnte ja der besondere Zustand, der sich für eine Ursomazelle aus ihrer typischen Lage im Ganzen ergibt, als formativer Reiz funktionieren, der den Diminutionsprozeß zur Auslösung bringt, — eine Reaktion, zu der alle übrigen Kerne, wenn nur der adäquate Reiz sie träfe, ebensogut befähigt wären. Allein diese Annahme wird durch die Tatsache widerlegt, daß bei den T-Riesen, wo die normale Anordnung der Blastomere verschwunden ist und irgendwelche typischen Reize nicht liefern könnte (Taf. I, Fig. 12), der Diminutionsvorgang durch alle Stufen bis an sein typisches Ende von statten geht.

Nun ist aber die typisch geregelte Konfiguration der Zellen nicht die einzige deskriptiv erkennbare Mannigfaltigkeit im Ascariskeim. Es gibt in den in Betracht kommenden frühen Stadien noch merkliche Differenzen der Zellgröße und des Dottergehaltes, und beide Momente könnten a priori im stande sein, den Diminutionsprozeß in bestimmten Zellen — sei es als Reiz oder durch einen Zusammenhang nutritorischer Art — hervorzurufen. Allein die Mitwirkung dieser Faktoren wird durch ein anderes Beweismittel widerlegt. Sowohl die Größendifferenz als die ungleiche Dotterverteilung sind nämlich viel zu variabel, als daß ein so konstanter Prozeß, wie die schrittweise Diminution von ihnen abhängen könnte. Zwar

ist die Ursomazelle AB immer größer und immer dotterärmer als P_1; aber EMSt unterscheidet sich nur manchmal, gleichsam fakultativ, in Größe oder Dottergehalt oder in beidem von der schwesterlichen Keimbahnzelle, stimmt aber in anderen Fällen durchaus mit ihr überein. Ähnliches gilt für das Verhältnis der Ursomazelle C zu P_3. Und zwischen der Zelle D und ihrer zur Keimbahn gehörigen Schwester findet sich, so viel ich sagen kann, überhaupt nie ein wahrnehmbarer Unterschied. Um aber die Unabhängigkeit der Diminution von den Größen- und Dotterverhältnissen völlig zu beweisen, fügt es sich, daß gerade an der einzigen Stelle, wo Dottergehalt- und Größenunterschied wirklich beständig sind, also am Ursprunge des primären Ektoderms, der Diminutionsprozeß seinerseits einer zeitlichen Schwankung unterliegt: nur selten erfolgt die Diminution in der ektodermalen Ursomazelle selber; sondern sie pflegt um eine Teilungsstufe, d. h. auf die beiden Tochterzellen A u. B hinausgeschoben zu sein.

Nach alledem ist uns folgendes über die Kausalität des Diminutionsvorganges mit Gewißheit bekannt. Die typische Konfiguration des ganzen Keimes kommt weder direkt (indem sie mechanische Wechselwirkungen zwischen den Zellen bedingte), noch als die Lieferantin auslösender Reize, noch etwa auch als eine Vorbedingung in Frage. Demnach enthalten die Zellen, die nach dem typischen Programm zur Diminution berufen sind, alle Ursachen derselben in sich selbst; d. h. sie müssen von den zugehörigen Keimbahnzellen von Geburt an verschieden sein. Dieser Unterschied besteht nicht in der Größendifferenz noch im ungleichen Dottergehalt, sondern eben in etwas anderem, unbekannten.

II. Der Teilungsrhythmus.

A. Deskriptive Einführung.

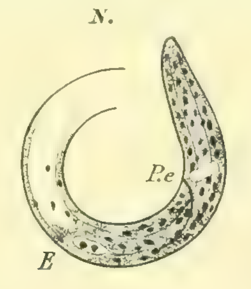
1.

Der Rhythmus, der dem vielstufigen Prozeß der mitotischen Zellvermehrung von Ascaris zu Grunde liegt, zeigt sich auf zweierlei Weise typisch differenziert.

Schon auf den frühesten Stufen verrät die obere Zellfamilie, das primäre Ektoderm, die Eigenschaft, sich rascher fortzuentwickeln als die ganze untere. Diese untere Familie spaltet sich ihrerseits in viele einzelne Gruppen von sehr ungleicher Teilungsgeschwindigkeit: die Darmanlage schreitet rascher fort als die Keimbahn, aber langsamer als das Mesoderm, das Mesoderm bleibt wieder hinter der Schlundanlage zurück, und man darf sagen, daß jedem einzelnen Zweige des morphologischen Stammbaumes von seinem Ursprunge ab ein besonderes Klüftungstempo eigentümlich wird: die rhythmische Differenzierung folgt der Prospektivität. Innerhalb einer prospektiv zusammengehörigen Gruppe aber ist der Rhythmus gleich.

Während nun der rhythmische Abstand zwischen den Zellfamilien sich anfangs nur langsam steigert, gewinnen die Unterschiede gegen das Ende der eigentlich embryonalen Entwickelung gleichsam ruckweise bedeutend höheren Wert. Dies geschieht dadurch, daß einzelne Gruppen, sobald eine gewisse, für jede besonders vorgeschriebene genealogische

Stufe erreicht ist, überhaupt aufhören sich zu teilen. So macht die Keimbahn, nachdem im Stadium LVI durch ihren fünften Teilungsschritt die beiden Urgeschlechtszellen entstanden sind, plötzlich Halt und rührt sich nicht, solange das sich entwickelnde, immer schlanker und beweglicher werdende Würmchen in seiner Eischale verweilt. Erst später, vermutlich gleich nach dem Freiwerden der Larve im Wirt, d. h. dem Beginne des Körperwachstums, tritt die ruhende Geschlechtsanlage in eine neue Vermehrungsperiode ein und liefert dann, solange die Ascaris lebt, Millionen von Deszendenten. Andere Zellfamilien beendigen ihre Klüftung zwar etwas später als die Keimbahn, dafür aber dauernd; — wenigstens geht ein solches Verhalten aus der Vergleichung älterer Larvenstadien mit der seltsamen Histologie des erwachsenen Wurmes deutlich hervor. Das ganze Exkretionsorgan besteht, wie man schon lange weiß, aus einer einzigen, ungeheuren Zelle, und nur an der Bildung des Ausführungsganges sind nach Goldschmidt (1903 p. 30 Anm.) zwei weitere, um vieles kleinere Elemente beteiligt. Natürlich liegt die Vermutung nahe, daß diese wenigen Bausteine eines wichtigen Organes schon frühzeitig in der Ontogenese gesondert werden. Und in der Tat fand Müller (1903 p. 18; 23) vom etwa fünfhundertzelligen Stadium an am hinteren Ende der Mundspalte eine auffallend große Zelle, die später in die Tiefe versinkt, um sich dort zu teilen; er vermutet in dieser Zelle bereits die Anlage des Exkretionsorganes. Nun hat Müller in der Zeichnung seiner ältesten Larve (Taf. IV, Fig. 22) ungefähr an der Grenze von Schlund und Darm ein großes, scharf begrenztes



Skizze des Vorderkörpers einer ausgebildeten Larve. Nach einem konservierten Präparate.

P. e. Porus excretorius.

E. Excretionsorgan.

Zellenpaar dargestellt, worin ich die Nachkommen eben jener versinkenden Zelle erblicken möchte. Und an der gleichen Stelle finde ich bei völlig ausgewachsenen Larven konstant einen länglichen, sehr hellen Raum mit zwei Kernen darin, der öfter durch eine schmale Verlängerung mit dem bereits deutlich erkennbaren Porus excretorius verbunden und sicherlich nichts anderes ist, als das junge Exkretionsorgan (Fig. N). Vielleicht wird von den beiden Zellen die eine sich nochmals teilen und bildet den Ausführungsgang, die andere aber wächst zu der enormen Größe der reifen Exkretionszelle heran, ohne die mitotische Tätigkeit nochmals aufzunehmen.

Ferner ist sicher, daß auch der Schlund schon auf vergleichsweise früher Stufe, jedenfalls noch während des Aufenthaltes im Ei, seinen endgültigen Zellenbestand erreicht. Der ganze, ansehnliche Oesophagus der erwachsenen Ascaris enthält nach Looss (1896 p. 7) ausgerechnet dreißig Zellen — eine Anzahl, die im Stomadaeum älterer Embryonen nicht nur bereits vorhanden ist, sondern sogar (Müller 1903 p. 21) um ca. das Doppelte überschritten wird! Hierdurch gewinnt die Möglichkeit Raum, daß außer dem eigentlichen Oesophagus noch andere Gewebe, vielleicht das jenen umgebende Mesoderm, aus der embryonalen „Schlundanlage" ihren Ursprung nehmen. Jedenfalls aber geht die Klüftung der eigent-

lichen Schlundrohrzellen über den Bestand einer sehr frühen Stufe nicht hinaus. Und wenn nach langer Ruheperiode im Ei das Körperwachstum der ausgeschlüpften Larve beginnt, so begnügen sie sich, wie die Exkretionszellen, ungeteilt zu riesiger Größe heranzuwachsen.

Nach solchen Erfahrungen nehmen wir als sicher an, daß auch die wenigen Zellen, aus denen nach Goldschmidt (1904 p. 2) der Spicularapparat, der Enddarm, die Lippen bestehen, ferner die vier kolossalen „Nassonowschen" Elemente nichts anderes sind, als enorm vergrößerte „Furchungszellen", die alle schon der mikroskopische Embryo komplet enthält.

Auf einer nur wenig höheren Stufe, vielleicht bald nach dem Übertritt der Larven in den Wirt, müßte auch die Vermehrung der Muskelzellen, die ja ebenfalls durch ihre Größe und verhältnismäßige Spärlichkeit seit lange aufgefallen sind, zum Abschluß kommen. Und nur ein einziges Organsystem nimmt an der allgemeinen, früher oder später eintretenden, bald temporären, bald endgültigen Unterbindung der mitotischen Tätigkeit keinen Anteil: der eigentliche entodermale Darm, dessen Elemente durch die ganze Larvenzeit hindurch und auch noch später (Goldschmidt) in dauernder mitotischer Vermehrung begriffen sind.

Dies ist in großen Zügen der rhythmische Differenzierungsplan. Ehe jedoch die Analyse beginnt, muß noch der deskriptive Hergang in mehrfacher Hinsicht schärfer gekennzeichnet werden.

2.

Natürlich stellen die Zeitbestimmungen des typischen Rhythmus, soweit sie Intervalle zum Ausdruck bringen, keine absoluten Werte dar. Die Entwickelungsdauer eines Ascariseies bis zum Embryo schwankt je nach den äußeren Bedingungen, vor allem der Temperatur, in ungemein weiten Grenzen: von Tagen zu Monaten. So ist auch im einzelnen die Zeit, die zwischen der Geburt einer beliebigen Zelle und ihrer eigenen Teilung vergeht, höchst variabel. Aber wie schnell oder langsam die Entwickelung eines Eies sich vollziehen mag, so bleibt doch der verhältnismäßige Zustand aller seiner Zellfamilien der gleiche, typische. Offenbar erleiden die rhythmischen Zeitmaße durch die schwankende Temperatur etc. eine streng proportionale Veränderung. Wonach wir berechtigt sind, von jenen Schwankungen der absoluten Zeitmaße vollkommen abzusehen: sie gehören in das Gebiet der reinen Ernährungsphysiologie. Was unserer Analyse zu Grunde liegt, ist nur das typische Verhältnis der einzelnen Teilungszeiten.

Es gibt aber noch eine zweite Art von zeitlichen Schwankungen, die nicht den absoluten, sondern den relativen Wert der Teilungszeiten betrifft, nämlich eine weitgehende rhythmische Ungenauigkeit von Individuum zu Individuum. Kaum irgend eine rhythmische Beziehung kehrt ausnahmelos bei allen Eiern wieder. Daß die untere Furchungskugel des Stadiums II sich vorschriftswidrig vor der oberen teilt, ist etwas sehr Gewöhnliches; manchmal aber eilt die untere Gruppe auch noch im vierzelligen Stadium der oberen voraus. Von den vier ersten Zellen der Ventralfamilie, worunter programmgemäß die Zelle MSt den Vortritt haben sollte, eröffnet doch in praxi jede einzelne gelegentlich den Reigen. Ja selbst das allermarkanteste Zeitverhältnis, das ich bei den gesunden Eiern ausnahmelos vorgefunden hatte, nämlich die rhythmische Differenz zwischen den Urzellen des Schlundes und Mesoderms, kann nach Boveri einer Abänderung — allerdings äußerst selten — unterworfen sein. Was wir den

typischen Rhythmus der Ascarisentwickelung nennen, ist demnach eigentlich eine Abstraktion, eine Norm, deren genaue Werte nur durch die Vergleichung zahlreicher Ontogenesen ermittelt werden konnten. Aber das setzt natürlich ihren Wert als formbildende Geschehensart nicht herab: die rhythmische Norm ist typisch und muß durch typische Faktoren verursacht sein.

Unter solchen Umständen bieten auch die individuellen Schwankungen des Rhythmus im Rahmen unserer Untersuchung kein Interesse dar. Wir sehen von ihnen ab und erblicken nunmehr das zu lösende Problem ausschließlich in der Erscheinung, daß jede Furchungs- und Embryonalzelle von Ascaris eine bestimmte, für sie typische Zeit nach ihrer Geburt zur Teilung schreitet, — oder aber in dauernder Ruhe verharrt.

3.

Es ist für die Beurteilung dieser Dinge vor allem wichtig, daß wir uns über die deskriptive Natur der außermitotischen Zustände — sei es von Zellen, die noch zu weiteren Teilungen berufen sind, oder von persistierenden „Dauerzellen" — die rechte Vorstellung machen. Man könnte wohl a priori denken, der außermitotische Zustand sei in beiden Fällen wirklich das, als was man ihn zu bezeichnen pflegt: eine Zeit der Ruhe, in welcher der Teilungsapparat der Zelle sich gar nicht ändert, — aus der er ohne einen Anstoß von der Umgebung her natürlich auch nicht erwachen würde. Daraus ergäbe sich die offenbare Notwendigkeit, den Eintritt einer Mitose allemal auf einen solchen Anstoß zurückzuführen; d. h. von der Gegenwart äußerer Anlässe und ihrer geordneten Aufeinanderfolge würde sowohl die periodische Klüftung an sich, als auch deren typisch differenzierter Rhythmus abhängig sein.

Nun spricht viel dafür und nichts dagegen, daß die mitotischen Apparate der „Dauerzellen", die für ein ganzes langes Ascarisleben programmgemäß nichts mehr zu leisten haben, in der Tat in einen Zustand vollkommener Ruhe übergetreten sind, und daß sie jedenfalls von selber keine neue mitotische Tätigkeit beginnen würden.

Ganz anders aber stellt sich die „Ruhezeit" derjenigen Furchungszellen dar, denen über kurz oder lang eine Teilung bevorsteht. Bei Ascaris geraten die Kerne solcher Zellen, wie man besonders an den somatischen mit aller Sicherheit erkennen kann, überhaupt nie in einen Zustand wirklicher Ruhe. Denn auf die Ereignisse, denen der junge bläschenförmige Kern seine Entstehung verdankt, folgen ohne jede Pause weitere Veränderungen seiner Struktur und Größe; und hat er im Laufe der Zeit eine gewisse, typisch vorgeschriebene Endbeschaffenheit erreicht, so stellen sich unaufhaltsam, als letzte Phase des ganzen Verwandlungsprozesses, die Vorbereitungen der neuen Mitose ein. Demnach muß der zwischen zwei Teilungen liegende Zeitraum als eine kontinuierliche Reifezeit des Kernes betrachtet werden. Die Teilung tritt ein, sobald der Kern seine Reife vollendet hat, nicht früher, aber auch nicht einen Augenblick später. Der ganze, über Generationen ausgedehnte Klüftungsvorgang aber stellt eine zusammenhängende, in sich fortlaufende Erscheinung dar.

Hierdurch verändert sich das Bild des rhythmischen Problems in höchst bedeutungsvoller Weise. Zunächst ist klar, daß es besonderer, den Teilungsapparat der Zelle von außen

treffender Einflüsse, die bei wirklicher „Ruhe" von Fall zu Fall den Eintritt einer Mitose bedingen müßten, nun nicht mehr bedarf. Sodann fällt auf die Frage nach der rhythmischen Differenzierung ein anderes Licht. Das Ausschlaggebende für die Rhythmik aufeinander folgender Mitosen ist, wie wir jetzt wissen, die Dauer der einzelnen Reifezeiten: wäre diese Dauer bei sämtlichen Kernen des Ascariskeimes gleich, so müßte auch der Klüftungsrhythmus ein durchweg homogener sein; und umgekehrt beruht die typische Differenzierung des Rhythmus auf typischer Ungleichheit der Reifezeiten. Es gilt also Faktoren aufzufinden, durch welche im Ascariskeim die Reifedauer bestimmter Zellen oder ihrer Teilungsapparate typisch abgeändert, z. B. verzögert wird. Und endlich wird diejenige Geschehensart, die nach der früheren Vorstellung den Zustand ungestörter Ruhe, des Gleichgewichts zu repräsentieren schien und einer besonderen Erklärung überhaupt nicht bedurfte: das zeitweilige oder definitive Aufhören der Klüftung in gewissen Zellfamilien, jetzt ebenfalls zum Problem. Hier müssen Ursachen wirksam sein, die eine Reifeperiode sehr stark zu verzögern, oder gar den Klüftungsprozeß, der andernfalls von selber weiterlaufen würde, auf einer bestimmten Generationsstufe völlig zu unterbinden im stande sind.

4.

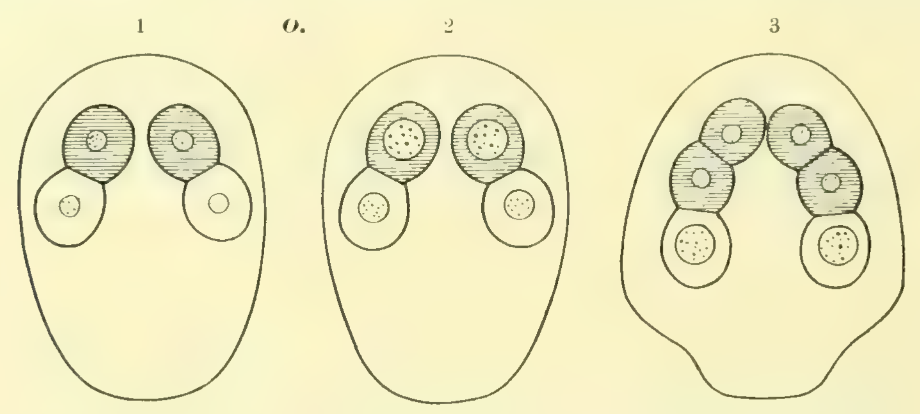
Nachdem wir in solcher Weise den Hergang der rhythmischen Differenzierung von Ascaris gekennzeichnet haben, bemerken wir, daß unser Problem dadurch wenigstens zu einem Teile aufhört, ein Problem für sich zu sein. Offenbar hat es nur dann physiologischen Wert, die Schnelligkeit zweier ablaufenden Entwickelungsvorgänge miteinander zu vergleichen, wenn diese Vorgänge auch wirklich kommensurabel, d. h. in ihrem Ausgangspunkte, ihrer Bahn und vor allem in ihrem Ziele übereinstimmend sind. Daß Kerne von ganz verschiedener Größe oder Beschaffenheit auch ungleich lange Zeit zu ihrer Reifung brauchen werden, ist selbstverständlich; — das Gegenteil wäre ja sonderbar und forderte eine Erklärung heraus. Wo also in der Entwickelung von Ascaris die rhythmische Divergenz zweier Zellfamilien mit einer sichtbaren, anatomischen Verschiedenheit der Kerne verbunden ist, da haben wir — wenigstens in diesem Kapitel — nichts mehr zu untersuchen: das rhythmische Problem wäre für jeden solchen Fall auf das der morphologischen Kerndifferenzierung zurückgeführt.

Nun gibt es im Ascariskeim drei große Kategorien von Zellen, deren Kerne in ihrem endgültigen Bau oder in ihrer Entwickelungsweise sichtbar verschieden sind: Keimbahn-, Diminutions- und Somazellen. Diese Zellarten teilen sich alle mit typisch ungleicher Geschwindigkeit. Indem wir aber in ihrer rhythmischen Divergenz die unmittelbare und unvermeidliche Folge derselben Ursachen erblicken, auf denen der Diminutionsprozeß beruht, scheiden wir sie, als schon im vorigen Abschnitt erledigt, von unserer gegenwärtigen Untersuchung aus.

Allein es fehlt in der Entwickelung von Ascaris durchaus nicht an Fällen, wo Blastomere mit äußerlich gleichen Kernen rhythmischer Differenzierung unterworfen sind. Die Keimbahn selber enthält ein solches Problem: wie geht es zu, daß die zwei Zellen der Urgenitalanlage, deren Kerne genau ebenso aussehen, wie alle früheren Keimbahnkerne,

durch einen Zeitraum hindurch in Ruhe verharren, der die Gesamtdauer der vorausgegangenen Klüftung um ein vielfaches übertrifft?

Vor allem aber ist ja das Soma mit seinen einzelnen ungleichwertigen Zellfamilien der eigentliche Schauplatz der rhythmischen Differenzierung. Und hier im Soma sind alle Kerne, so viel man in den frühen Stadien erkennen kann, untereinander gleich. Die Art ihrer Umwandlung, der Bau ihrer endlichen Reifezustände und, wofern es sich um dieselbe Generationsstufe handelt, auch ihre maximale Größe stimmen überein. Nur eben die Geschwindigkeit ihres Herausreifens ist typisch verschieden. Und es gibt keinen markanteren Fall, das ungleiche Reifetempo gleich beschaffener Kerne zu demonstrieren, als die schon vorhin erwähnte rhythmische Divergenz der Urzellen des Schlundes und des primären



Schema der Entwickelung des Schlund-Mesoderms. Die Schlundzellen sind schraffiert.

Mesoderms (Fig. O, 1—3). Beide sind Geschwisterzellen, ihre Kerne bei der ersten Entstehung, wie in ihren Endzuständen für das Auge absolut gleich. Aber von Anfang an eilen die Schlundzellen in der Reifung voraus und teilen sich — bei gesunden Eiern so gut wie ausnahmslos — vor ihren mesodermalen Schwestern; wenn auch die Größe der Differenz natürlich individuellen Schwankungen unterworfen ist.

Jetzt steht uns endlich das zu erörternde Problem in reiner Form und definitiver Umgrenzung gegenüber. Es soll ermittelt werden, wie es kommt, daß äußerlich gleiche Kerne mit typisch ungleicher Geschwindigkeit reifen, eventuell aber lange pausieren oder gar in einen Zustand dauernder Untätigkeit verfallen können.

B. **Die Ursachen des Teilungsrhythmus.**

Wir haben in der ersten Hälfte des Kapitels die Erfahrung gemacht, daß die Kerndiminution, die einen beträchtlichen Anteil der rhythmischen Gesamtdifferenzierung ohne weiteres in sich schließt, eine durchaus unabhängige aktive Leistung der Ursomazellen ist, zu der dieselben durch eine kongenitale, ihrem Wesen nach freilich noch unbekannte Verschiedenheit befähigt werden. Unter solchen Umständen neigen wir von vornherein der Vermutung zu, es möchte in den noch übrig bleibenden Fällen von rhythmischer Divergenz nicht anders sein. Allein gewissenhaftes Streben nach Ökonomie verlangt, daß neue Kompli-

kationen, von denen das Auge nichts sieht, nur dann und nur insoweit als vorhanden angenommen werden, als es eben nachgewiesenermaßen durchaus nicht zu umgehen ist. Wir unternehmen deshalb notgedrungen den Versuch, das rhythmische Divergieren äußerlich gleichbeschaffener Kerne — unter der Annahme, daß diese Übereinstimmung nicht nur eine scheinbare, sondern eine wirkliche sei — auf den Einfluß irgend einer Art von ohnehin vorhandenen typischen Verschiedenheiten des Ascariskeimes zurückzuführen. Die allersparsamste Hypothese aber wäre nach unserer früheren Aufstellung die, daß das besondere Reifetempo eines Kernes rein passiv, d. h. durch mechanischen Druck oder Zug von der Umgebung her erzwungen würde.

1. Mechanische Faktoren.

Offenbar ist die Möglichkeit, die Quelle mechanischer Bewirkung in ungleichen gegenseitigen Druckverhältnissen der Zellen zu erblicken, wie sie aus der wechselnden Konfiguration der Stadien hervorgehen mögen, in unserem Falle von Haus aus sehr gering. Es ist wenig glaubhaft, daß ein Druck, den die Zelle erfährt, auf das schnellere oder langsamere Reifen ihres tief im Zellleib geborgenen Kernes bestimmenden Einfluß gewinnen, oder denselben gar auf eine lange Zeit oder selbst für immer am Reifwerden verhindern sollte. Auch entspricht der rhythmischen Differenzierung im normalen Ascariskeim, soweit man sieht, durchaus keine streng analoge Verschiedenheit der Druckverhältnisse. Z. B. sind gerade die paradigmatischen Urzellen des Schlundes und Mesoderms allem Anscheine nach gleichen oder äußerst ähnlichen mechanischen Bedingungen ausgesetzt. Wenn aber trotz alledem die deskriptive Beobachtung noch eine letzte Möglichkeit lassen sollte, das Reifetempo der Kerne auf typisch ungleiche Druckzustände ihrer Zellen zurückzuführen, so räumt die Geschichte der T-Riesen hiermit auf. Der typische Teilungsrhythmus — auch der äußerlich gleichbeschaffenen Kerne — kehrt bei gesunden T-Riesen mit größter Genauigkeit wieder. Wie strikte seine Vorschriften eingehalten werden, habe ich im Beschreibenden Teile (p. 16) durch einen Kunstgriff demonstriert. Wir dachten uns die vorschriftsmäßigen Lagebeziehungen der verschobenen Blastomere wiederhergestellt und erhielten in jedem Falle, wie durch Zauberschlag, einen Embryo, bei dem das Altersverhältnis der einzelnen Zellen und Zellengruppen nicht nur in großen Zügen das richtige, sondern sogar unter den mancherlei geringen Varianten, die der normale Rhythmus individuell gestattet, gerade die allergewöhnlichste war. Selbstverständlich befand sich bei diesen Riesen jede Zelle, der gestörten Konfiguration entsprechend, unter abnormen Druckverhältnissen. Wenn dessenungeachtet der typische Teilungsrhythmus erhalten blieb, so ist bewiesen, daß auch in der normalen Ontogenesis von außen her bewirkte Druckzustände der Zellen nicht die mechanische Ursache des Rhythmus sind.

Es gibt aber zweitens einen Faktor, der innerhalb der Zellen lokalisiert ist, dennoch aber die Differenzierung der Klüftungszeiten auf rein mechanischem Wege bedingen könnte, — der relative Dottergehalt. Und eine von Balfour begründete, noch immer verbreitete Lehre glaubt bekanntlich die meisten oder womöglich alle vorkommenden Fälle von rhyth-

mischer Ungleichheit als passive Folge gerade dieses Faktors begreifen zu können: man stellt sich vor, was auch ganz plausibel klingt, daß der mitotische Vorgang bei dotterreichen Zellen gleichsam durch inneren Reibungswiderstand verzögert werde (vgl. Korschelt-Heider 1902, p. 210). Nun wissen wir, daß auch bei Ascaris Dottertröpfchen in das Plasma der Furchungszellen eingelagert sind und zwar — ganz wie die zu prüfende Annahme voraussetzt — je nach Familien in ungleicher Quantität.

Allein bei näherer Betrachtung ergibt sich schnell die Unmöglichkeit, den Rhythmus der Ascarisfurchung mit der Dotterverteilung in eine kausale Beziehung zu bringen. Zunächst kommt wiederum das apriorische Bedenken in Betracht, daß nicht die Zeit der Mitose, sondern die Reifezeit der Differenzierung unterliegt. Und so glaubhaft es sein mag, daß der mitotische Prozeß mit seinen Spindel- und Strahlenbildungen durch eingestreute Dottermassen stark verzögert werden könne, so unwahrscheinlich ist die Annahme eines irgendwie erheblichen Widerstandes der Dotterkörnchen gegen die langsame Dehnung des bläschenförmigen Kernes bei Ascaris. Vor allen Dingen aber geht die ungleiche Dotterverteilung der rhythmischen Differenzierung keineswegs parallel. Die Nachkommenschaft der unteren Furchungskugel P_1 ist allerdings im ganzen dotterreicher und zugleich langsamer im Klüftungstempo als die der oberen; und wenn in Stadium VIII die Urdarmzelle E ihre Schwester MSt an Dottergehalt übertrifft, so würde auch in diesem Falle die Balfoursche Regel anwendbar sein, denn MSt furcht sich rascher als ihre dunklere Schwester. Aber das sind nur zufällige Übereinstimmungen. Denn erstens ist die ungleiche Verteilung des Dotters auf gewisse Zellen — mit Ausnahme des Stadium II — ja eine schwankende, sie kann vorhanden sein, aber auch völlig fehlen, während die rhythmische Vorschrift unabhängig davon bestehen bleibt. Zweitens aber und vor allen Dingen spielt die Dotterdifferenzierung in höheren Stadien, innerhalb der somatischen Familien, wo sie am nötigsten gebraucht würde, überhaupt keine Rolle mehr: so zeigen z. B. die Schlund- und Mesodermzellen, bei denen die zeitliche Divergenz so ungemein deutlich hervortritt, in ihrem Dottergehalte keinerlei irgend erkennbaren Unterschied.

Der Dottergehalt hat also mit der rhythmischen Differenzierung bei Ascaris ebenfalls nichts zu tun. Und da eine weitere mechanische Bewirkungsart, soviel ich sehe, nicht mehr zu Gebote steht, so betrachten wir fortan das rhythmische Problem als ein physiologisches.

2. Physiologische Faktoren.

Es muß nun erörtert werden, ob es möglich ist, das rhythmisch ungleiche Verhalten gleichwertiger Kerne auf eine physiologische Einwirkung von seiten der vorhandenen Anisotropie des Ascariskeimes zurückzuführen — eine Vorstellung, die unter allen jetzt noch möglichen die geringste Vermehrung an Komplikation erfordern würde.

A priori könnte das typisch differenzierte Reifungstempo der Kerne z. B. von der Konfiguration des betreffenden Stadiums physiologisch abhängig sein, sogar auf zweierlei Art: entweder durch einfach nutritorische Beziehungen, indem die mehr oder minder günstige Lage der Zelle zur Sauerstoffzufuhr, oder die relative Größe der im normalen Kontaktverhältnis freibleibenden Zelloberfläche auf die Ernährung und Reifung des

Kernes von Einfluß wäre; oder durch die Vermittelung formativer Reize, indem in der typischen Konfiguration der Umgebung, vielleicht gar des ganzen Keimes ein adäquater Reiz gelegen wäre, der die davon betroffene Zelle veranlaßt, in dieser oder jener vorausbestimmten Weise das Reifen ihres Kernes zu modifizieren. Aber von alledem trifft bei Ascaris in Wirklichkeit nichts zu. Wir haben ja vorhin erst daran erinnert, daß die normale Anordnung der Blastomere in der beliebigsten Weise verändert werden darf, wie bei den T-Riesen vom ersten Typus geschieht, ohne daß der vorgeschriebene Teilungsrhythmus die leiseste Störung bemerken ließe. Dann kann natürlich von irgend einem physiologischen Zusammenhange zwischen Kernreifung und Konfiguration des Keimes, sei es nun auf Grund von Lage-, Kontakt- oder Formverhältnissen, ebensowenig die Rede sein, als von unmittelbar mechanischen Bewirkungen.

Der Kreis der für das rhythmische Verhalten als möglich in Betracht kommenden physiologischen Ursachen ist damit auf die einzelne Zelle selber eingeschränkt. Und es fragt sich nun, ob etwa das ungleiche Reifetempo der Kerne durch irgend eine deskriptiv bekannte zelluläre Verschiedenheit innerhalb des Ascariskeimes physiologisch herbeigeführt werde. Solcher Verschiedenheiten gibt es auf den frühen Entwickelungsstufen zwei: ungleicher Dottergehalt und ungleiche Zellengröße.

Von diesen beiden Faktoren haben wir den einen, den Dottergehalt, vor kurzem analysiert und dargetan, daß er den typischen Rhythmus bestimmt nicht auf eine mechanische Art bewirkt, da zwischen den beiderseitigen Differenzierungen überhaupt kein durchgängiger deskriptiver Parallelismus vorhanden ist, — womit natürlich zugleich die Möglichkeit eines physiologischen Zusammenhanges verschwindet.

Also steht nur noch die Zellengröße zu Protokoll. Hier aber bekommen wir mit einem Faktor zu tun, dem in neuerer Zeit eine äußerst allgemeine, ja fundamentale Beziehung zur Rhythmik der Zellteilungen zugeschrieben wird, und dessen physiologische Stellung in der Ontogenese von Ascaris darum eine gründliche Besprechung erfordert; um so mehr, als von den beteiligten Autoren wiederholt auf meine Angaben über Ascaris, als ein in dieser Frage bedeutungsvolles Objekt, verwiesen worden ist.

Teilungsrhythmik und Zellengröße.

1.

In zweierlei verschiedener Form hat man die Zellengröße als einen bestimmenden Faktor des Teilungsrhythmus eingeführt.

Morgan (1895) und Driesch (1898) beobachteten, daß bei total entwickelten Echinidenkeimen, die aus isolierten 1/2 oder 1/4 Blastomeren erzogen worden waren, die Zellenzahl gewisser Organanlagen eine viel zu geringe, die Zellengröße aber die typische war. Für einige andere experimentell erforschte Objekte (Morgan, Driesch, Herlitzka 1897, p. 652) ergab sich Entsprechendes. Und da ferner bei der histologischen Vergleichung großer und kleiner Individuen einer Tier- oder Pflanzenspezies (Sachs 1893, Conklin 1897, p. 12) die Zellengröße wiederum konstant und nur die Anzahl schwankend gefunden wurde, so lag eine Summe von Argumenten vor, die das Bestehen einer konstanten Zellengröße für ge-

wisse morphologisch spezifizierte Zellkategorien klar zu beweisen schien. Driesch begründete daraufhin die Hypothese, daß bei den morphogenetischen Prozessen die Zellvermehrung, die mit fortschreitender Verkleinerung der Elemente verbunden ist, allemal durch die Erreichung der betreffenden „fixen Zellengröße" beendet werde, und hielt die Gültigkeit dieses Satzes für nahezu unbeschränkt (1899 p. 829).

Allein Boveri (1902, 1905) bewies durch scharfsinnige Analyse halbkerniger und partiell befruchteter Keime, daß in der Formbildung der Echiniden die absolute Zellengröße nur scheinbar jene wichtige Rolle spielt. Der Teilungs- und Verkleinerungsprozeß bestimmter Zellfamilien findet nämlich mit dem Erreichen der typischen Zellengröße nur dann sein Ende, wenn zu gleicher Zeit auch der Kern die typische Größe besitzt. Ist aber der Kern auf die Hälfte seines normalen Volumens reduziert, so geht die Klüftung ohne Rücksicht auf die Zellengröße um einen im typischen Programm nicht vorgesehenen Teilungsschritt weiter; enthält der Kern die doppelte Menge von Chromatinsubstanz, so hört die Teilung um eine Stufe früher auf, als in der regelrechten Ontogenesis und die Organanlage enthält dann Zellen vom doppelten Maß der „fixen Zellengröße". Offenbar liegt also das eigentlich Bestimmende in einem für die betreffende Zellfamilie typischen ultimären Größenverhältnis zwischen Zellleib und Kern. Dieses feste Verhältnis wird im Verlauf der Klüftung, bei der die Kernmasse von Stufe zu Stufe heranwächst, die Zellleibsubstanz aber nicht, je nach der typischen oder abnormen Menge der vorhandenen Chromosome früher oder später erreicht, aber nie überschritten. — Nun ließen alle sonstigen Angaben aus früherer Zeit, die den kausalen Wert der absoluten Zellengröße beweisen sollten, eine Umdeutung im Sinne dieser Vorstellung zu; desgleichen eine Anzahl neuer Beobachtungen an erwachsenen Tieren (Rabl 1899 p. 134; Boveri 1904 p. 94). Und da Gerassimow (1901, 1902, 1904) die Wandelbarkeit der Zellengröße je nach der vorhandenen Kernsubstanz bei *Spirogyra* durch schöne Experimente direkt beweisen konnte, so ist Boveri — wenn ich ihn recht verstehe — geneigt, dem festen Verhältnisse zwischen Plasma und Kern dieselbe fundamentale Bedeutung zuzuschreiben, die Driesch in seiner früheren Theorie für die absolute Zellengröße in Anspruch genommen hatte. Mittlerweile war R. Hertwig (1903 a, b) durch seine Protozoenstudien ebenfalls zu der Vorstellung gelangt, daß eine typisch vorgeschriebene „Kern-Plasmarelation", für die Rhythmik der Zellteilungen, speziell auch des Klüftungsprozesses von höchster Bedeutung sei. Da endlich auch Driesch in seiner neuesten Schrift 1905) sich der Boverischen Auffassung nicht nur völlig anschließt, sondern sie auch durch interessante Beobachtungen an parthenogenetischen Seeigelkeimen unterstützt, so scheint zur Zeit die Lehre von der Kern-Plasmarelation und ihrem universellen Einflusse auf die Teilungsrhythmik mit seltener Einmütigkeit angenommen zu sein.

Immerhin ist die Zahl der endgültig analysierten Fälle viel zu gering, als daß die ältere Lehre Drieschs — wonach die absolute Zellengröße den Teilungsrhythmus regulieren soll, — nicht wenigstens als eine physiologische Denkmöglichkeit in immer noch weitem Umfange bestehen bliebe. Und wenn jetzt unsere eigene Analyse die Frage in Angriff nimmt, ob etwa bei Ascaris die Zellengröße ein Faktor der rhythmischen Differenzierung sei, so beanspruchen beide Möglichkeiten: die Größe als absolutes Maß einerseits und als Kern-Plasmarelation andererseits aufgefaßt, gleichmäßige Berücksichtigung.

2.

Die typische Rhythmik der Ascarisentwickelung beruht aber nur zum Teil auf derjenigen Geschehensart, um die es sich in Drieschs und Boveris Theorien ausschließlich handelt: der geordneten Beendigung des Klüftungsprozesses gewisser Zellfamilien. Ebenso wichtig, wie jene, ist für uns die andere Form der rhythmischen Differenzierung, die während der Klüftung selber in Erscheinung tritt und darin besteht, daß die Kerne morphologisch divergierender Zellfamilien von deren gemeinsamem Ausgangspunkte an in ungleichem Tempo reifen.

Auch diese Art von rhythmischer Differenzierung könnte a priori von Größenverhältnissen der Blastomere physiologisch abhängig sein. Z. B. durch eine nutritorische Beziehung, indem von zwei völlig gleichwertigen Kernen derjenige, der in einer größeren Zelle eingeschlossen ist, reichlichere Mittel zu seiner Ernährung fände und rascher wüchse, als sein Konkurrent; oder vielleicht auch so, daß allemal die größere Zelle, weil sie von der ultimären Kern-Plasmarelation entfernter ist als eine kleinere, ihre Teilung beschleunigte. Es ist jedoch leicht zu beweisen, daß ein solcher Zusammenhang nicht besteht. Die rhythmische Differenzierung deckt sich durchaus nicht, wie man natürlich voraussetzen müßte, mit der deskriptiv bekannten Größendifferenzierung der Blastomere. Hierfür nur ein einziges, aber schlagendes Beispiel: zwischen den Schwesterzellen St und M, deren rhythmische Verschiedenheit am allermarkiertesten und zugleich am konstantesten ist, findet sich niemals ein irgendwie wahrnehmbarer Größenunterschied.

Wenn also bei Ascaris die Zellengröße überhaupt an der Kausalität des Rhythmus Anteil nimmt, so würde schon auf Grund der normal-deskriptiven Entwickelungsgeschichte ihr Aktionsbereich auf die zweite Gruppe rhythmischer Erscheinungen zu beschränken sein: jene teils dauernden, teils vorübergehenden Beendigungen der Mitosenfolge, deren Eingreifen so sehr dazu beiträgt, der Histologie des erwachsenen Wurmes ihr seltsames Gepräge zu verleihen. Und in der Tat, — die Vorstellung, daß es die Zellengröße sei, die der fortlaufenden Klüftung und Verkleinerung einer Zellfamilie auf bestimmter Stufe ein Ziel setzt, scheint wenigstens für den prominentesten Fall, das plötzliche Stehenbleiben der Keimbahn nach ihrem fünften Teilungsschritte, überaus sympathisch. Nach fünf Mitosen wäre die Minimalgröße der Keimbahnzellen, respektive die ultimäre, unüberschreitbare Relation zwischen ihrem Plasma und den stattlichen Kernen erreicht: die Zellteilung ruht und geht nicht eher weiter, als bis die Ascarislarve in ihren Wirt gelangt ist, Nahrung findet und wächst, wobei das Massenverhältnis zwischen Kern und Zellleib sich wiederum zu Gunsten des letzteren verschieben dürfte. Nicht ganz so willig stehen die übrigen Fälle der Hypothese gegenüber. Die Zellen des Schlundes, des Exkretionsorganes und anderer früh vollendeten Gruppen nehmen nach dem Eintritt des Wachstums die mitotische Tätigkeit keineswegs wieder auf, sondern erreichen mit der Zeit, ohne sich zu teilen, eine erstaunliche Größe und eine sehr ungünstige Kern-Plasmarelation. In diesen Fällen müßte also wohl die Teilungsfähigkeit während der langen Ruheperiode gänzlich verloren gegangen sein. — Prüfen wir, ob diese Vorstellung in experimentellen Ergebnissen Bestätigung findet.

3.

Ein Material, das die Frage nach dem kausalen Werte der absoluten Zellengröße für die Beendigung bestimmter Mitosenfolgen sogleich entscheiden muß, sind die „echten Riesen". Wie das noch ungeteilte Riesenei selber, so besitzt jede seiner Furchungszellen doppeltes Größenmaß; d. h. auf einer bestimmten genealogischen Stufe im allgemeinen dasjenige Volumen, das in der normalen Ontogenesis für die vorhergehende Altersstufe vorgeschrieben ist. Wenn also in der normalen Entwickelung die Minimal-Zellengröße wirklich der Faktor wäre, der die Klüftungsfolge einer Zellfamilie zum Abschluß bringt, so müßte offenbar bei den Riesen allemal ein ganzer Teilungsschritt zugegeben werden. Die Keimbahn z. B. ginge statt bis zur fünften, bei echten Riesen zu einer sechsten Stufe, ehe sie ihre mitotische Tätigkeit unterbricht, so daß die Geschlechtsanlage der Riesenlarve aus vier und nicht aus zwei Zellen bestehen würde. Und ebenso müßten die Zellen des Schlundes, des Exkretionsorganes, des Enddarmes u. s. w., ehe sie die obligatorische Minimalgröße erreichen, von einer im typischen Programm nicht vorgesehenen Extrateilung betroffen werden. Danach enthielte die junge, zum Ausschlüpfen reife Riesenlarve in allen ihren Organanlagen, mit dem Typus verglichen, die doppelte Anzahl normalgroßer Elemente.

Aber das ist durchaus nicht der Fall. Ein reifer junger Riese ist unverkennbar in allen Teilen großzelliger und großkerniger als die normale Larve. Und überall, wo eine Zählung der Bausteine im einzelnen möglich war, habe ich in den Organanlagen der Riesen die vorschriftsmäßige Summe festgestellt. So findet sich bei allen Riesen ein primitives Exkretionsorgan von doppelter Größe, das zwei Kerne erkennen läßt, wie beim normalen Embryo. Vor allen Dingen aber: die Keimbahn geht über die fünfte Teilungsstufe, auf der ihre beiden Vertreter noch ebenso groß sind, als die ungeteilte Urgeschlechtszelle der typischen Entwickelung, keineswegs hinaus; und alle ausgewachsenen Riesenlarven enthalten zweizellige Geschlechtsanlagen von doppelter Größe. Nun ist offenbar nicht der geringste Grund zu der Annahme vorhanden, daß die Riesenlarven mit ihrem Zellbestande den ausgleichenden Teilungsschritt, den sie während ihres langen Aufenthaltes in der Eischale zu tun versäumen, etwa nachholen würden, sobald ihr parasitisches Leben und damit ihr Körperwachstum beginnt. Ich halte vielmehr für zweifellos, daß ein gesunder junger Riese, der das fast unverantwortliche Glück haben sollte, seinen Bestimmungsort im Pferdedarm zu erreichen, zu einer vorschriftsmäßig zusammengesetzten Riesenascaris mit typischen Zellnumeris heranwachsen würde. — Die Annahme, das absolute Maß der Zellengröße bestimme die Beendigung der einzelnen Klüftungsreihen, ist also widerlegt.

4.

Es fragt sich nun an zweiter Stelle, ob etwa bei Ascaris — wie bei den Echiniden — für einzelne Zellfamilien ein ultimäres Größenverhältnis zwischen Kern und Plasmaleib vorgeschrieben ist; diese Möglichkeit steht nämlich, wie schon Driesch (1902 p. 932 Anm.) und dann Boveri (1905 p. 68) hervorgehoben haben, trotz der „echten Riesen" zunächst noch frei. Ein Ascarisriese enthält ja nicht nur die doppelte Plasmamenge, sondern auch abnorm viel Chromatin. Und wenn er doppelt so viel Kernsubstanz besäße, als der normale Keim, so würde die Kern-Plasmarelation auf allen Stufen seiner Klüftung

durchaus die typische sein: es bestände kein Grund, warum irgend eine Zellfamilie, z. B. die Keimbahn, über die normale Anzahl von Teilungsschritten hinausgehen sollte, und die Geschichte der T-Riesen bewiese in der Tat gar nichts gegen die kausale Rolle der Kern-Plasmarelation.

Aber die echten Riesen enthalten ja, da sie aus der Verschmelzung zweier Eier und eines Spermatosoms hervorgegangen sind, nicht doppelt, sondern nur anderthalbmal soviel Kernsubstanz, als regelrechte Keime. Ihre Kern-Plasmarelation ist also nicht nur von Anfang an abnorm, sondern sie kann auch — was für die Analyse besonders ins Gewicht fällt — auf keine Weise, auch nicht durch eine über die typische Mitosenzahl hinaus zugegebene Extrateilung rektifiziert werden. Denn wenn in einer genealogischen Reihe zwischen Kern und Plasma an der kritischen Teilungsstufe die Größenrelation $1\frac{1}{2}:2$ besteht, so erwüchse aus einer weiteren, programmwidrigen Mitose nur das umgekehrte, sogar noch schlimmere Mißverhältnis $1\frac{1}{2}:1$. Wir wissen, daß bei den echten Riesen ein solcher überzähliger Teilungsschritt stets unterbleibt; — spricht dies nun für oder gegen die zu prüfende Hypothese?

Hier kommt alles darauf an, wie man sich im speziellen die physiologische Wirkungsweise der „Kern-Plasmarelation" zu denken hat. Handelt es sich um einfache Auslösung der Mitose durch das Nichterfülltsein des typischen ultimären Größenverhältnisses, so muß eine Zelle, deren Plasma überhaupt noch präponderiert, unbedingt zur Teilung schreiten, selbst wenn durch die überzählige Mitose ihre Kern-Plasmarelation sich nicht verbessern, wohl gar verschlechtern wird. Bei solcher Auffassung würde die Lehre von der Kern-Plasmarelation für Ascaris abzulehnen sein. Denn bei den echten Riesen sind alle Zellfamilien, wenn die kritische Stufe erreicht ist, von dem normalen Größenverhältnisse zwischen Kern und Plasma noch entfernt, ohne sich doch zu teilen.

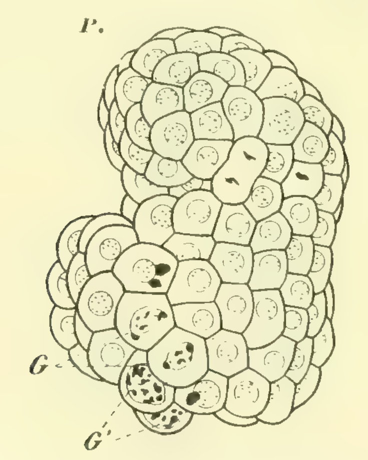
Allein Boveri schöpfte aus seinen Studien an Seeigelkeimen bereits die Erkenntnis, daß die Sache so einfach nicht zugeht (1905 p. 53). Die Furchungszelle „strebt" vielmehr, wie es scheint, nach einem Optimum der Kern-Plasmarelation. „Ist sie diesem Optimum ungeteilt näher, als wenn sie sich teilen würde, so beharrt sie in ihrem Zustand, im anderen teilt sie sich." Wenden wir diese Auffassung, die allerdings das ganze Problem mit einem Schlag zu einer unvergleichlich höheren Komplikationsstufe erhebt, auf Ascaris an, so stimmt das Verhalten der echten Riesen mit den Anforderungen der Hypothese überein. Vermutlich liegt doch das Optimum der Kern-Plasmarelation in dem normalen Größenverhältnisse 1:1; von diesem erstrebten Ziele sind die Riesen am Ende der typischen Mitosenzahl zwar noch entfernt, aber weniger weit, als wenn sie sich nochmals klüften und dabei notgedrungen über das Optimum hinausschießen würden: also unterbleibt die überzählige Mitose.

5.

Wenn nun nach dieser Darlegung das Verhalten echter Riesen der Anwendung der Hypothese auf Ascaris nicht länger widerstrebt, so halten wir doch keineswegs einen positiven Beweis dafür in Händen, daß wirklich die vorschriftsmäßige Beendigung der Mitosenfolge bei Riesen und normalen Keimen durch eine optimale Kern-Plasmarelation physiologisch verursacht wird. Hiervon könnte erst dann die Rede sein, wenn sich die Möglichkeit erweisen ließe, durch experimentelle Verschiebung des Optimums um mehr als die

Hälfte eines Klüftungsintervalles die Beendigung der Klüftung zu modifizieren, sie um einen Teilungsschritt zu beschleunigen oder hinauszuschieben. D. h. wir bedürfen zur wirklichen Entscheidung unserer Angelegenheit eines Materials, bei welchem der Chromatingehalt im Verhältnis zur Protoplasmamenge stärker, als bei den Riesen, verändert ist.

Ein solches Material liefern zum Glück die Einfachzwillinge. Von diesen aus doppelbefruchteten Einzeleiern entstehenden, für die Analyse ungemein wichtigen Gebilden — wir kommen später ausführlich auf sie zurück — hat uns Boveri in zwei kleinen Schriften (1904b und Boveri u. N. M. Stevens 1904) interessante Dinge mitgeteilt. Er zeigte, daß ihre Entwickelung mit einer simultanen Vierteilung des Eies beginnt, und daß bei dieser Gelegenheit die vorhandenen, der Normalzahl gegenüber um die Hälfte vermehrten Chromosome sehr häufig in einer „regellosen Weise" auf die sich absondernden vier Zellkörper übergehen. Z. B. beobachtete er bei der Varietät *bivalens* mehrfach den Fall, daß die Keimbahn des einen Zwillingsindividuums nicht drei Chromosome, wie man bei gleichmäßiger Aufteilung des Bestandes erwarten müßte, sondern vier enthielt, also die volle Normalzahl; während doch gleichzeitig die Größe der Keimbahnzellen auf die genaue Hälfte des typischen Maßes verringert war. Infolge dieses starken Mißverhältnisses zwischen Zellengröße und Chromosomenzahl hätte offenbar die Keimbahn solcher Individuen ihre optimale Kern-Plasmarelation um eine ganze Teilungsstufe früher erreicht, als in der normalen Entwickelung; und unsere Angelegenheit könnte durch die Feststellung, ob die Beendigung der Keimbahnmitosen sich hiernach gerichtet haben würde oder nicht, sogleich entschieden worden sein. Nun ist in praxi eine solche Methode auf Einzelfälle natürlich nicht anwendbar. Nur durch die Untersuchung zahlreicher, bis über die Stufe der normalen Urgeschlechtszellenbildung hinaus entwickelter Einfachzwillinge, von denen ja nach Boveri die Mehrzahl abnorm verteilte Chromosome enthalten muß, hätte sich ein Urteil gewinnen lassen. Doch hat Boveri über den Abschluß der Keimbahn bei den von ihm gefundenen Zwillingen nichts mitgeteilt.



Älterer Einfach-Zwilling, konserviert
G und *G'* die Geschlechtsanlagen.

Inzwischen habe ich selbst ein sehr großes Material von Einfachzwillingen jeden Stadiums untersuchen können und mich mit Sicherheit überzeugt, daß die Entfaltung der Keimbahn ohne Rücksicht auf die Größe der Kerne allemal bis an ihr typisches Ende von statten geht. Es genüge hier, auf einen einzigen charakteristischen Fall hinzuweisen (Fig. P). Der offenbar sehr gesunde Einfachzwilling stammte mit wenigen anderen von einer *univalens*. Ich überließ ihn der Fortentwickelung im Leben, bis die gleichaltrigen Normaleier eine dem Abschluß der Keimbahn entsprechende Stufe erreicht hatten; hierauf wurde das Präparat konserviert und gefärbt. Es zeigte sich jetzt, daß der Zwilling schätzungsweise doppelt soviel Blastomere enthielt, als die umgebenden Embryonen, also mit jedem seiner Individuen der gleichen Stufe, wie jene, angehörte. In beiden, äußerlich allerdings

kaum abgegrenzten Individualbezirken lag eine doppelzellige Geschlechtsanlage, und von den vier Genitalzellen war jede halb so groß als eine der normalen. Außerordentlich ungleich aber fand ich die Größe ihrer Kerne. Das eine Paar war winzig klein, wie sie auf keiner Stufe der typischen Ontogenesis jemals gefunden werden; doch stand ihr Volumen mit dem der zugehörigen, auf halbes Maß reduzierten Zellkörper in bester Harmonie. Offenbar hatte die Keimbahn dieses Individuums bei der Vierteilung des doppelbefruchteten Eies von den verfügbaren sechs Chromosomen ein einziges in ihren Besitz gebracht, d. h. die genaue Hälfte des für *univalens* Typischen. Und so bestand hier beim Abschluß der Keimbahn die vorschriftsmäßige, wenn auch zwergenhaft verkleinerte Kern-Plasmarelation $\frac{1}{2}:\frac{1}{2}$. Anders die zweite Geschlechtsanlage. Hier blieben die Kerne in Größe und Chromatingehalt hinter denen der umgebenden Normalembryonen nicht nur nicht zurück, sondern übertrafen sie sogar, enthielten also wohl nicht die typische Zahl von zwei, sondern drei Chromosome. Aber an Zellprotoplasma fehlte es: die halbgroßen Körper der Genitalzellen bildeten kaum mehr als einen dünnen Überzug über die vergleichsweise kolossalen Kerne; bestand doch zwischen diesen und jenen die hochgradig abnorme Relation von $1\frac{1}{2}:\frac{1}{2}$. Es ist klar, daß dieses Individuum die optimale Kern-Plasmarelation 1 : 1 bereits mit der vorletzten, mindestens aber mit der letzten Teilung seiner Keimbahn überschritten hatte. Also kann bei Ascaris ein ultimäres Größenverhältnis zwischen Zellleib und Kern unmöglich der Faktor sein, der die Mitosenfolge der Keimbahn zu ihrem Abschluß bringt. Hiernach aber wird die Mitwirkung einer Kern-Plasmarelation auch für die übrigen in Betracht kommenden Zellfamilien von Ascaris endgültig zu verwerfen sein.

6.

Es erübrigt noch, die Frage kurz zu berühren, inwiefern das abweichende Verhalten von Ascaris die allgemeine Wertschätzung der Zellengröße als eines die Rhythmik der Teilungen regulierenden Faktors beeinflussen kann. Waren doch einige Autoren geneigt, der für gewisse Fälle von ihnen nachgewiesenen Kausalbeziehung universelle Bedeutung zuzuschreiben.

Driesch hatte früher (1902 p. 931) gemeint, die negative Beweiskraft meines Befundes an Ascarisriesen dadurch in Zweifel ziehen zu können, daß er sagte, die gesamte von mir beobachtete Formgestaltung gehöre vielleicht noch der „Furchung" selber an. Während der Zeit der Furchung aber, solange die Elemente von der fixen Zellengröße noch weit entfernt sind, sei auch bei großen und kleinen Echiniden die Zahl der Zellen konstant, die Größe schwankend. — Nachdem ich jetzt näher auseinandersetzen konnte, daß die herangewachsenen Ascarisriesen, von denen ich damals sprach, mit dem größeren Teile ihrer Organanlagen nicht nur die Klüftung hinter sich haben, sondern daß sogar viele ihrer doppeltgroßen Zellen bereits die endgültigen Körperzellen sind, wird der von Driesch erhobene Einwand natürlich gegenstandslos.

Allein es wäre nicht ausgeschlossen, daß jemand nunmehr ein umgekehrtes Bedenken gegen die Beweiskraft von Ascaris geltend machte. Gerade weil hier der Abschluß der Klüftung gewisser Zellfamilien kein vorübergehender ist, wie in den von Driesch, Boveri u. A. untersuchten Fällen, sondern ein definitiver, so könnte man behaupten, die ganze Erscheinung gehöre bei Ascaris einer anderen Szene der Ontogenesis an: der Organogenese;

Ascaris besäße wohl gar keine „Furchung“ im gewöhnlichen Sinn und begänne die Entwickelung sogleich mit der Sonderung und Ausgestaltung einzelner Organe. — Dem steht jedoch erstens entgegen, daß von den in Betracht kommenden Zellfamilien der Ascarisentwickelung wenigstens eine, die Keimbahn, sich deskriptiv genau so verhält, wie die Objekte der Autoren: sie klüftet sich, pausiert auf bestimmter Stufe und fährt nach Eintritt des allgemeinen Körperwachstums mit der Vermehrung fort. Und zweitens, daß auch bei anderen Geschöpfen mit determinierter Entwickelungsweise gewisse Furchungszellen schon endgültige Organzellen sind, z. B. nach Woltereck (1904) bei *Polygordius*.

Nach alledem stellt der Beendigungsprozeß der Mitosenreihen bei Ascaris deskriptiv die gleiche Erscheinung dar, wie das von Driesch, Boveri u. a. analysierte Phänomen, und darf in physiologischer Hinsicht durchaus mit jenem verglichen werden. Dann aber ist von einer Universalität des Zusammenhanges zwischen Zellengröße und Furchungsrhythmik bestimmt keine Rede mehr.

Nun hat Boveri (1905 p. 68) eine Ansicht ausgesprochen, durch welche die Ausnahmestellung von Ascaris erklärt und dennoch die Allgemeingültigkeit der Lehre von der Kern-Plasmarelation gewahrt werden könnte. Er meint, bei Ascaris, wo die Aufrechterhaltung der typischen Zellenzahl von größter Bedeutung sei, bestehe vielleicht irgend eine besondere, mit der Kern-Plasmarelation rivalisierende und ihr an Stärke überlegene Entwickelungstendenz, die jene Zellenzahl garantiert. — Das kann ich natürlich nicht widerlegen. Ich sehe aber nicht ein, warum man bei Ascaris, wo doch die Wirksamkeit einer Kern-Plasmarelation in keiner Weise erkennbar wird, überhaupt das Vorhandensein einer solchen annehmen soll; — es sei denn in dem Sinne, daß auch hier zur Einleitung und Durchführung der Mitose ein gewisses Quantum den Kern umhüllender Plasmamasse unerläßlich ist; aber das wäre doch trivial.

Mir scheint vielmehr, daß man den Wert der Kern-Plasmarelation überschätzt, indem man eine fundamentale und allgegenwärtige Beziehung darin erblicken will. Vielleicht verhält sich die Sache ähnlich, wie mit jenen von O. Hertwig früher verteidigten Sätzen, wonach die Richtung größter Plasmamasse über die Spindelstellung, einseitige Dotteranhäufung über die Größe der Teilungsprodukte, ungleicher Dottergehalt der Zellen über rhythmische Differenzen allein entscheiden sollten. Auch diese „Gesetze“ traten mit dem Anspruche auf, fundamental zu sein. Und doch sind jene Faktoren, wie R. S. Bergh und ich selbst (vgl. zur Strassen 1898 a p. 150) erörtert haben, weiter nichts als praktische Hilfsmittel der Ontogenesis, Reize, die zur Herbeiführung eines typischen Entwickelungsgeschehens, wo es angeht, Verwendung finden, während in anderen Fällen die gleichen Zustände von der Formbildung durchaus nicht berücksichtigt werden oder gar nicht vorhanden sind. So stellt wohl auch die Kern-Plasmarelation bei der Zellteilung der Protozoen, der Echiniden, bei *Spirogyra*, vielleicht bei den meisten Organismen ein ökonomisches und zweckmäßiges Reizmittel dar, um die Einhaltung der für die betreffende Kategorie gewünschten Größe zu gewährleisten. Ich könnte auch glauben, daß in noch anderen Fällen die absolute Zellengröße, wie Driesch früher annahm, als regulierender Faktor herangezogen wird. Aber es gibt eben auch Formen, die ihre typische Rhythmik mit ganz anderen Mitteln zuwege bringen; bei denen die Zellengröße weder als absolutes Maß noch in ihrem Verhältnis zur Kernmasse eine Rolle spielt. Zu diesen gehört Ascaris.

III. Abschluss des Kapitels.

Wir fassen nunmehr in neuer Gruppierung alles zusammen, was sich über die Kausalität der Diminution und des typischen Rhythmus ermitteln läßt.

Wenn eine Ascariszelle sich in Diminution begibt, oder die Reifungsgeschwindigkeit ihres Kernes in typischer Weise reguliert, oder nach vollzogener Rekonstitution des Kernes in einen vorübergehenden oder dauernden Zustand mitotischer Untätigkeit verfällt, so ist an diesen Geschehnissen die Umgebung der betreffenden Zelle in keiner Form kausal beteiligt: weder durch mechanische Wirkung, noch durch einen von der Konfiguration gelieferten formativen Reiz, noch auch als eine Vorbedingung. Die Zelle enthält vielmehr die Ursachen ihres typischen Verhaltens vom Moment ihrer Geburt an komplet in sich selbst. Sie würde im Zustande völliger Isolation nicht anders verfahren. Und da die hierher gehörigen Differenzierungen, mit Ausnahme der typischen Beendigung von Mitosenreihen, allemal an Schwesterzellen zutage treten, so daß die Mitose zwei von Geburt an verschiedenen Schwestern den Ursprung gibt, so ist für eine Anzahl von Fällen das Vorhandensein erbungleicher Zellteilung nachgewiesen.

Nun aber verlangte aus ökonomischen Gründen der Umstand Berücksichtigung, daß man auf den in Betracht kommenden Entwickelungsstufen ein kongenitales Verschiedenwerden der Zellen in mehrfacher Hinsicht bereits kennt. Manche Schwesterzellenpaare zeigen von ihrer Geburt an typische Verschiedenheit in Dottergehalt oder Größe, und mit dem Klüftungsprozesse verbindet sich eine successive Verkleinerung sämtlicher Elemente. Es war zu prüfen, ob etwa eine dieser gegebenen Veränderungsformen ganz oder zum Teil für Rhythmus und Diminution mit verantwortlich sei. Die Analyse ergab völlige Unabhängigkeit der beiderseitigen Erscheinungen. Ungleiche Größe und ungleicher Dottergehalt von Schwesterzellen bewirken weder die Diminution noch regulieren sie die Reifungsgeschwindigkeit der betreffenden Kerne. Und mit der stetig abnehmenden Zellengröße hat die geordnete Beendigung der Mitosenfolge nichts zu tun.

Demnach ist die Ontogenese von Ascaris mit eigenen Komplikationen für die Durchführung der Diminution und des Rhythmus ausgerüstet, — aber von welcher Art? Da die Beteiligung der Kerne an allen diesen Vorgängen deskriptiv so sehr in den Vordergrund tritt, so liegt wohl die Vermutung nahe, daß es die Kerne sind, die die Ursachen der diminutorischen und rhythmischen Divergenz allein enthalten, und denen ihre besondere Beschaffenheit durch eine komplizierte Folge erbungleicher Kernteilungen übertragen wird: Je nach ihrer angeborenen Art träten die Kerne in Diminution, reiften schnell oder langsam, blieben auf bestimmter genealogischer Stufe stehen. — Es darf aber nicht vergessen werden, daß diese Annahme keineswegs bewiesen ist, und daß die rhythmischen und diminutorischen Geschehnisse ebensogut auch auf irgend einer — z. B. chemischen — Verschiedenheit des Zellkörpers der einzelnen, zu ungleichem Verhalten bestimmten Blastomere beruhen könnten.

Wie dem auch sei — in jedem Falle erlaubt unser teratologisches Material noch eine wichtige Folgerung: sie betrifft die Herkunft derjenigen — im Kern oder Plasma gelegenen — Differenzierung, die das besondere Schicksal der einzelnen Zelle bestimmt. Es

steht vollkommen fest, daß in Sachen des Rhythmus und der Diminution nicht nur die Zelle selbst, sondern ihr ganzer Stammbaum von der Konfiguration der Umgebung kausal unabhängig ist; daß also nicht etwa die Mutter- oder Großmutterzelle etc. besondere Einwirkungen aus ihrer Nachbarschaft empfängt und empfangen muß, um den späteren Eintritt des fraglichen Geschehnisses vorzubereiten. War doch bei jenen T-Riesen vom ersten Typus (Taf. I, Fig. 12; Taf. II, Fig. 17), die auf einer vorgeschrittenen Entwickelungsstufe diminutorische und rhythmische Vorgänge fehlerfrei zur Ausführung brachten, die Konfiguration nicht erst seit der letzten Teilungsperiode abnorm geworden, sondern sie war auf allen früheren Stufen vom vierzelligen Stadium an gestört. Hieraus ergibt sich im Prinzip die Möglichkeit, den Stammbaum Schritt für Schritt in lauter isolierte Zellen aufzulösen, ohne daß der typische Ablauf der Diminution und des Rhythmus darunter leiden würden. Die Ascarisontogenese ist also — soweit es sich um die hier analysierten Vorgänge handelt — echte Evolution; alle jene Geschehnisse sind schon im Ei durch irgendwelche Zustände oder Komplikationen vorbereitet.

Drittes Kapitel.

Die Teilungsrichtung.

Wenn für die Ascariszelle die Stunde ihrer Teilung nach Maßgabe des rhythmischen Programms gekommen ist, so tritt ein neuer Faktor der Formbildung in sein Recht: die typisch gerichtete Teilungsweise. In allerhand Richtungen des Raumes liegen die neu auftretenden Scheidewände durcheinander, oft scheinbar ganz regellos. In Wirklichkeit aber ist ihre Lage für jeden einzelnen Fall mit hoher Genauigkeit typisch vorgeschrieben. Und wir fragen jetzt nach den kausalen Grundlagen dieser Gesetzmäßigkeit.

Zuvörderst aber muß, wie im vorigen Kapitel, das deskriptive Material, mit dem die kommende Analyse sich beschäftigen soll, einer Klärung und in mehreren Punkten einer Erweiterung über das bisher bekannte hinaus unterzogen werden.

I. Deskriptive Einführung.

1.

Der Teilungsprozeß weist vom Beginn der Mitose bis zur vollendeten Durchschnürung eine Reihe zusammenhängender, mannigfach gerichteter Bewegungsphasen auf, von denen jede in typischer Beziehung zum Raume stehen könnte. Es fragt sich, inwieweit dies wirklich der Fall ist, vor allem aber, wann eigentlich im Spiele der Phasen die Richtung der künftigen Teilungsebene zum ersten Male eindeutig bestimmt erscheint. A priori läge sowohl die Möglichkeit vor, daß nur die neue Scheidewand selber die typische Richtung zum Ausdruck brächte, als auch das andere Extrem: daß schon am ruhenden Kern und Zellleib die Lage der künftigen Teilungsebene erkennbar wäre; oder irgend eine mitotische Zwischenstufe könnte der Schauplatz der Entscheidung sein. Da nun die Ursachen der typischen Teilungsrichtung offenbar an eben dieser Stelle wirksam sind, so bedarf unsere deskriptive, für die kausale Untersuchung aber grundlegende Angelegenheit vor allen Dingen der Erledigung.

Zunächst gelingt es leicht, die letzten Phasen des Ganzen: das Auseinandergehen der Tochterplatten und den gleichzeitig damit beginnenden eigentlichen Durchschnürungsprozeß aus der Reihe der in Betracht zu ziehenden Vorgänge auszuscheiden. Bei Ascaris ergibt

sich, wie fast überall, die Stellung der Scheidewand notwendig und unmittelbar aus derjenigen Lage, in der sich die mitotische Figur zuletzt befunden hatte: Scheidewand und Äquatorialplatte fallen haarscharf in die gleiche Ebene; und da die Äquatorialplatte immer genau senkrecht zur Spindelachse steht, so ist die Richtung der fertigen Spindel maßgebend für alles Folgende. Die Ursachen der typischen Teilungsrichtung, die wir finden wollen, haben an dieser Stelle ihr Werk bereits getan. — Es wäre jedoch in physiologischem Zusammenhange nicht nur überflüssig, die Stellung der Scheidewand ins Auge zu fassen, da schon die reife Spindel die Teilungsrichtung klar und eindeutig zum Ausdruck bringt, sondern sogar verfehlt. Aus Gründen, die mit dem Problem der Teilungsrichtung nichts zu schaffen haben, geschieht es häufig, besonders am Anfang der Entwickelung, daß eine mitotische Zelle von dem Zeitpunkte an, da die Längsstreckung ihres Körpers beginnt, ihre Lage im Zellkomplex durch Gleiten und Drehen verändert. Dann stimmt die Richtung der Scheidewand mit der der Äquatorialplatte, auf das Ganze bezogen, nicht überein; wodurch natürlich die analytisch verwertbaren, vielleicht kausalen Richtungsbeziehungen der betreffenden Mitose in einer die Untersuchung erschwerenden Weise verschleiert werden. — Was unserer Analyse zu Grunde gelegt werden muß, ist also spätestens die Spindelstellung.

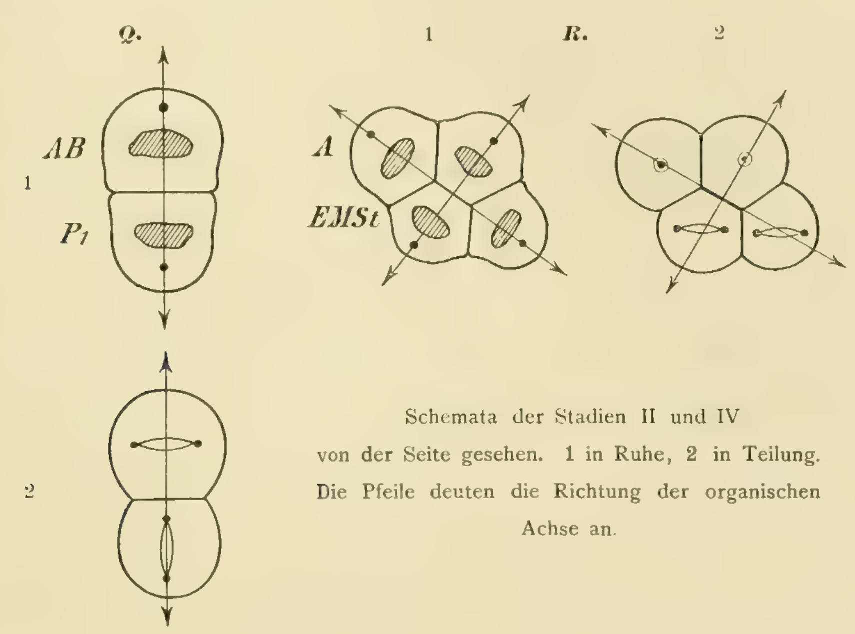
Allein es ist zunächst noch sehr die Frage, ob die reife Spindel auch die früheste Phase ist, in der die Teilungsrichtung erscheint. Wenn in ähnlich exakter und unvermeidlicher Weise, wie die Scheidewand von der Spindellage abhängig ist, die fertige Spindel ihrerseits immer in diejenige Richtung zu liegen käme, in der eine Weile vorher das auseinandergerückte Centrosomenpaar am bläschenförmigen Kern seine diametrale Aufstellung nahm; wenn ferner diese Endstellung der Centrosome wiederum das notwendige Resultat einer regelmäßigen, nach Richtung und Weglänge genau vorgeschriebenen Wanderung wäre; — so würde durch den deskriptiven Nachweis eines solchen Verhaltens unser Problem stufenweise auf die entsprechenden Vorphasen der Mitose eingeschränkt. Die Bewegungsart der Centrosome, ja die Lage der noch ruhenden Muttersphäre wären maßgebend für die Teilungsrichtung und so zugleich der einzige Gegenstand für unsere Analyse. Prüfen wir, wie es sich hiermit verhält.

2.

Zunächst ist von großer Wichtigkeit, daß bei Ascaris nicht, wie es anderwärts wohl der Fall sein mag, eine konstante und für alle Mitosen gültige Beziehung zwischen der Lage des ruhenden Centrosoms und der späteren Spindelrichtung besteht.

Nennen wir mit Heidenhain (1894) die Richtung, in der die Mittelpunkte des ruhenden Kerns und der Sphäre innerhalb ihrer Zelle gelegen sind, deren „organische Achse", so gilt zwar für die Mehrzahl aller Blastomere das übliche Gesetz, daß die fertige Spindel quer zur organischen Achse zu liegen kommt. So steht z. B. bei der oberen Zelle AB des zweizelligen Stadiums (Fig. Q 1 u. 2) die organische Achse „vertikal", und ihre Spindel richtet sich horizontal. In beiden Töchtern dieser Furchungszelle (A und B des Stadium IV, Fig. R 1 u. 2) liegt die Verbindungslinie von Kern und Sphäre „schräg", aber genau innerhalb der Medianebene: senkrecht zu dieser Ebene, also wiederum

quer zu den organischen Achsen liegen die Spindeln der beiden Blastomere. Und weiterhin sind in der ganzen jüngeren Nachkommenschaft von AB, dem epithelial geordneten primären Ektoderm die organischen Achsen radiär, d. h. senkrecht zur Fläche des Epithels gerichtet, die Spindeln aber liegen dieser Fläche — mit Ausnahme der Zellen a und α — durchweg parallel. — Es ist klar, daß in allen diesen Fällen die Weglänge vom Ruhepunkt der Sphäre bis zu den Polen der ausgebildeten Spindel für beide Centrosome die gleiche ist.

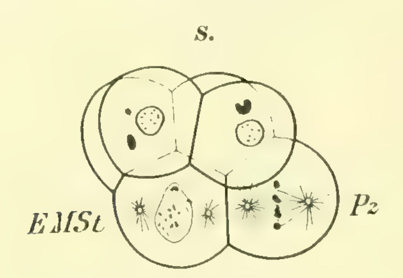


Schemata der Stadien II und IV von der Seite gesehen. 1 in Ruhe, 2 in Teilung. Die Pfeile deuten die Richtung der organischen Achse an.

Andererseits aber orientiert sich im Stadium II die Spindel der unteren Zelle P_1 vertikal, d. h. in die organische Achse (Fig. Q). Hier wandert also das eine Centrosom im weiten Halbkreis um den Kern, das andere markiert den unteren Spindelpol an derselben Stelle, wo früher die ungeteilte Sphäre lag.

Und ganz besonders auffallend und für die Analyse wichtig sind die Mitosen von EMSt und P_2, den beiden ventralen Zellen im rhombisch geordneten Stadium IV, deren organische Achsen zur Ruhezeit, wie bei A und B, mit je einer Diagonale des Rhombus zusammenfallen. Die fertigen Spindeln dieser Zellen liegen sehr genau in der Mittelebene des ganzen Keimes, aber sie treten weder in die Richtung der betreffenden Diagonale, noch senkrecht dazu, sondern sie bilden je einen ganz bestimmten schiefen Winkel mit ihr, in der Zelle EMSt einen anderen, als in P_2 (Fig. R 2). Aber niemandem fiele ein, die Teilungsrichtung unserer beiden Blastomere nach ihrem Winkelverhältnis zu den Diagonalen deskriptiv berechnen zu wollen; denn eine andere Richtungsbeziehung ist einfacher und — wenigstens bei der Zelle P_2 — auch auffälliger: beide Spindeln liegen in der Mittelebene „horizontal". Um das klar zu erkennen, bedarf es allerdings oft einiger Aufmerksamkeit. Da nämlich beide Zellen sehr geneigt sind, ihre Lage im Keimganzen gleitend und sich drehend zu verändern, sobald ihre fortschreitende Mitose die geringste Streckung des Zellleibes bedingt, so gilt unsere Richtungsbestimmung nur für eine knapp bemessene

Zeit, die mit der endgültigen Stellungnahme der Zentren anhebt und schon mit der Ausbildung der Äquatorialplatte ihr Ende findet. In dieser Zeit liegt die Spindel der hinteren Zelle P_2 in typischen Fällen tadellos horizontal, ihre vordere Sphäre berührt die Mitte der gegenüberliegenden senkrecht stehenden Zell-Scheidewand, die Äquatorialplatte liegt dieser Fläche genau parallel (Fig. S). Schwieriger ist es, über die exakte Spindelrichtung von EMSt ins klare zu kommen, schon deshalb, weil diese Zelle gewöhnlich als letzte zur Mitose schreitet, und dann die wahren Lageverhältnisse bereits durch Verschiebung des geklüfteten Materials verdunkelt werden. Daß die frisch entstandene Äquatorialplatte nie in der Richtung der Diagonale liegt, sondern bedeutend steiler, erkennt man bald: die Verlängerung der Platte, die bei diagonaler Stellung durch den Mittelpunkt des ganzen Rhombus gehen müßte, trifft vielmehr weiter kopfwärts auf die Kante, in welcher die Kontaktfacetten von A, B und EMSt zusammentreffen. Allein dadurch wird die Lage der Spindel noch immer nicht völlig horizontal, und ich schwankte anfangs, ob ich nicht eine leicht nach vorn ansteigende Richtung als typisch für die Spindel dieser Zelle annehmen sollte. Untersucht man aber noch etwas frühere Stadien der fraglichen Mitose, so findet man, daß dann der Schwerpunkt des in Auflösung begriffenen Kernes und das hintere Centrosom auf einer Geraden liegen, die wirklich horizontal ist und die Kontaktfläche von P_2 in ihrer Mitte rechtwinklig schneidet. Das vordere Zentrum von EMSt steht allerdings auch in diesen Fällen zumeist um eine Kleinigkeit zu hoch: es sieht aus, als wenn es durch irgend einen unbekannten Faktor hinaufgezogen würde, oder besser vielleicht, als wäre die ganze mitotische Figur dorsalwärts ein wenig gekrümmt (Fig. S). Und in der Tat kann noch an der fertigen Spindel oft eine schwache Krümmung oder Knickung dieser Art beobachtet werden, so daß die mitotische Achse der Zelle mit der von P_2 keinen Winkel bildet, sondern mit sanftem Schwunge in jene übergeht. Doch sind mir auch Fälle vorgekommen, wo unbestreitbar die ganze, fertige Spindel von EMSt in der Horizontalrichtung lag. Nach alledem haben wir das Recht, auch der Zelle EMSt eine im Prinzipe horizontale Spindelstellung zuzuschreiben. — In beiden unteren Schwesterzellen aber muß die der Spindelbildung vorausgegangene Dislokation der Zentren sehr kompliziert gewesen sein; denn je zwei Centrosome liegen von ihrem gemeinsamen Ausgangspunkte verschieden weit entfernt, woraus im günstigsten Falle zu schließen wäre, daß sie mit ungleicher Geschwindigkeit gewandert sind.



Stadium IV—VIII, von links. Nach einem konservierten Präparat.

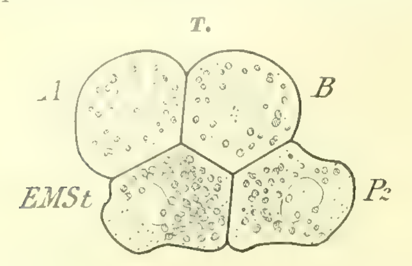
Nun unterscheiden sich, wie man leicht erkennt, diese wechselnden Winkelverhältnisse zwischen organischen Achsen und Spindeln noch in anderem Sinne: in ihrer physiologischen Begreiflichkeit. Die erste und häufigste Art, wonach die beiden auseinandergehenden, am ruhenden Kern herabsteigenden Centrosome in gleichem Tempo gleiche Strecken zurücklegen, und dementsprechend die Spindelbildung quer zur organischen Achse erfolgt, ist in mechanischer Hinsicht so einfach, daß wir bis zum Beweis des Gegenteils geradezu verpflichtet sind, zu glauben, hier sei die symmetrische Wanderung der

Centrosome in der Tat das Primäre, Geregelte, und die quere Spindelstellung nur die notwendige Folge davon; ein Kausalzusammenhang, der übrigens nach Heidenhains Darlegung in der Tat für zahllose Mitosen fremder Geschöpfe höchst wahrscheinlich ist.

Anders aber liegt die Sache in denjenigen Fällen, in denen die Spindel mit der organischen Achse einen schiefen Winkel bildet oder mit ihr zusammenfällt, wo also vom Ruhepunkt der Sphäre aus ungleich lange Wege zu den Spindelpolen führen. Daß das eine Centrosom aus inneren Gründen unbeweglich an seiner Stelle bleiben und die ganze Wanderung dem Schwesterzentrum überlassen sollte, oder daß zwar beide auf das Ziel losmarschieren, aber mit ungleicher Geschwindigkeit, erschiene, vom physiologischen Standpunkte aus betrachtet, schon seltsam genug. In Wirklichkeit aber ist der Vorgang der Sphärenwanderung in diesen Zellen noch komplizierter: die Zentrenpaare von P_1, P_2 und EMSt trennen sich nämlich zunächst symmetrisch zur organischen Achse, als wenn die Spindel quer zu ihr gerichtet werden sollte, und erst auf einem späteren Stadium stellt sich ihre Verbindungslinie in den vorgeschriebenen Winkel ein. Daraus ergibt sich mit Notwendigkeit, daß allemal das eine der beiden Centrosome entweder seine Geschwindigkeit oder gar die Marschrichtung während des Wanderns verändern muß. In der Zelle P_1 läuft in der Tat das untere Centrosom den ganzen Weg, den es vom Ruhepunkte aus emporgestiegen war, einfach wieder zurück.

Trotz alledem wäre unser Mißtrauen gegen die Idee, daß eine derartig komplizierte Bewegungsweise der Sphären primär geregelt sein und in den Zellen P_1, P_2 und EMSt das Winkelverhältnis der Spindel zur organischen Achse direkt und ganz allein bewirken sollte, noch kein Beweis gegen ihre Zulässigkeit. Erst folgendes bringt die Entscheidung: das Längen- und Richtungsverhältnis der ungleichen Wege, die von den beiden Zentren zurückgelegt werden, ist für die einzelne Zelle gar nicht konstant, sondern variiert erheblich. In P_1 macht das untere Centrosom oft nur eine kleine seitliche Exkursion, manchmal aber steigt es bis zum Äquator der Zelle empor, und wenn dann die Spindel sich zu formieren beginnt, so liegt sie für ein Weilchen horizontal, wie in der oberen Zelle (v. Erlanger, 1897 p. 333). Und etwas ganz Seltsames beobachtete ich an den Blastomeren P_2 und EMSt im rhombischen Vierzellenstadium. Auch hier ist zunächst das Maß, bis zu welchem die Tochtersphären symmetrisch zur organischen Achse auseinandergehen, ehe die Vorbereitung der endgültigen Spindellage beginnt, ein wechselndes. Sodann aber variiert in diesen beiden Zellen sogar die Situation des Ausgangspunktes der Sphärenwanderung innerhalb der Zellen. Denn während normalerweise die ruhende Sphäre von P_2 und EMSt genau am Ende der betreffenden Diagonale liegt und bis zum Eintritt der Zentrentrennung liegen bleibt, fand ich bei mehreren *univalens*-Weibchen, daß P_2 und EMSt am Ende der Ruhezeit ihre — seitlich gesehen — symmetrische Gestalt auffallend veränderten. Die vorspringenden hellen Buckel, an denen man im Leben die Lage der Sphäre erkennen kann, rückten genau in der Medianrichtung von der gemeinsamen Scheidewand des Zellenpaares kopf- und schwanzwärts hinweg und zwar, wie es schien, so weit, als eben möglich war (Fig. T). So gelangte der Buckel, d. h. die Sphäre der Zelle EMSt bis dicht an den Rand der anstoßenden Ektodermzelle A; und in P_2, wo der Spielraum freier war, postierte sich die Sphäre sogar genau gegenüber der Scheidewand, so daß die organische Achse, falls wir sie auf diesem Stadium noch so bezeichnen dürfen, jetzt horizontal gerichtet war. Da nun

aber bei allen diesen Eiern die Orientierung der fertigen Teilungsspindeln von P_2 und EMSt der typischen Vorschrift durchaus entsprach, so mußte offenbar die Bewegungsart der Tochterzentren, das Längenverhältnis ihrer Bahnen ein völlig anderes gewesen sein, als das normale. — Für P_2 ergab sich dabei die bemerkenswerte Konsequenz, daß ihre Spindel nunmehr in die organische Achse eingestellt wurde, wie in der Zelle P_1 des vorausgegangenen Stadiums.



Stadium IV, von links. Nach dem Leben.

Somit hat die Vertiefung unserer deskriptiven Kenntnis uns bisher zu der Ansicht geführt, daß der Winkel, den die fertige Spindel mit der organischen Achse bildet, höchstens dann als notwendige Folge auf die Art des Auseinandergehens der Tochterzentren zurückgeführt werden darf, wenn die Spindel senkrecht zur Achse liegt, die Zentren also gleiche Strecken symmetrisch durchwandert haben; was allerdings für die weitaus größte Mehrzahl aller Mitosen zutreffend ist. In den abweichenden Fällen aber, wo die Bahnen der Tochterzentren ungleiche sind, ist die relative Länge derselben nicht primär geregelt, kann also auch nicht die Ursache einer typischen Erscheinung sein. Sonach muß in diesen Zellen das typische Winkelverhältnis zwischen der Spindel und der ruhenden organischen Achse durch eine anderweite Ursache herbeigeführt werden.

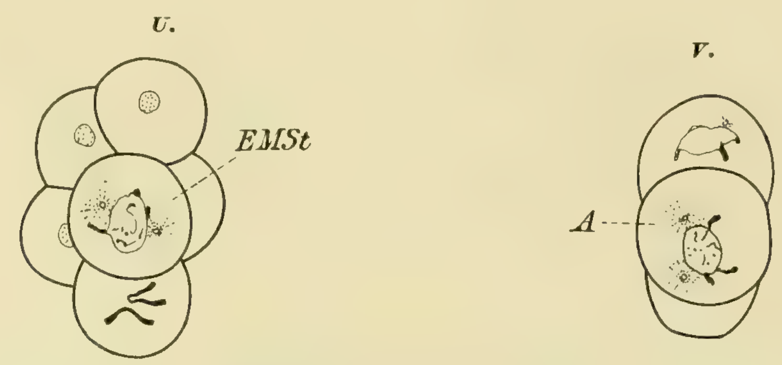
3.

Allein mit der Angabe des Winkels, den die Spindel mit der organischen Achse bildet, ist die typische Richtung einer Mitose im Raum nur für einen einzigen Spezialfall vollständig bestimmt: wenn nämlich Spindel und Achse (wie bei der Zelle P_1) zusammenfallen. Bei allen übrigen Mitosen wird dadurch die Unendlichkeit der möglichen Spindelstellungen nur auf eine (zur organischen Achse symmetrische) Fläche eingeschränkt, und zwar entweder — wenn der Winkel ein rechter ist, — auf eine Ebene, oder sonst auf den Mantel eines Doppelkegels. Innerhalb dieser Fläche aber wählt jede Zelle eine ganz bestimmte „spezielle Richtung“ aus, die eben für ihre Spindelstellung typisch ist. Wann wird über diese spezielle Richtung entschieden?

Wenn man die an sich wohl erlaubte Annahme macht, daß die Wanderung der zusammengehörigen Centrosome vom Ruhepunkt bis an die Pole der fertigen Spindel in einer Ebene vor sich gehe — gleichviel ob die durchlaufenen Bahnen von identischer Länge sind oder nicht —, so stellte offenbar die Schnittlinie dieser Ebene mit der durch das Winkelverhältnis normierten Fläche von Möglichkeiten die endgültige Spindelrichtung dar; d. h. die „spezielle Richtung“ der Spindel würde schon beim ersten Auseinandergehen der Tochterzentren erkennbar sein. Ein solches Verhalten wäre für unsere Analyse von größter Bedeutung; enthielte es doch den Hinweis auf die Möglichkeit, daß die Teilungsrichtung aller jener Zellen, deren Spindeln auf Grund gleichlanger Zentrenbahnen senkrecht zur organischen Achse stehen, vollständig und ausschließlich in den Vorphasen der Mitose ent-

schieden werde, — nämlich einerseits durch die Situation der ruhenden Sphäre, andererseits durch die Richtung des Auseinandergehens der Tochtersphären.

Prüfen wir jetzt den Tatbestand, so erhalten wir ein eigentümliches Ergebnis. Zunächst ein negatives: es zeigt sich, daß die Richtung, in der die jungen Zentrenpaare einer Zelle auseinandergehen, überhaupt nicht fest geregelt, sondern variabel ist. Sieht man z. B. die Zelle EMSt am Anfang ihrer Mitose von der Bauchseite (Fig. U), oder P_2 von hinten an, so stellt sich oft heraus, daß die jungen Tochtersphären nicht scharf in der Mittelebene (worin doch die organische Achse lag und später die fertige Spindel wiederum liegen wird) auseinandergegangen sind, sondern ihren Weg schief nach links und rechts über die Flanken genommen haben. Und bei den Zellen des



Stadium IV—VIII, von der Bauchseite. Stadium IV, von oben und vorn.
Beide nach konservierten Präparaten.

Ektoderms, also denen, die ihre Spindeln fast ausnahmelos quer zur organischen Achse orintieren, herrscht gleiche Willkür. A und B z. B. stellen ihre Spindeln normalerweise senkrecht auf die Medianebene; ihre Zentrenpaare aber sieht man häufig schräg oder selbst in der Mittelebene auseinandergehen (Fig. V). Natürlich zwingt uns solche Variabilität zu einem ähnlichen Schlusse, wie er vorhin bezüglich der ungleich langen Zentrenbahnen gezogen wurde: die unabänderlich fest bestimmte Richtung, die eine Spindel innerhalb der ihr (durch das typische Winkelverhältnis) zugewiesenen Fläche einnimmt, kann nicht die einfache Folge des Auseinandergehens der Centrosome sein; sie wird vielmehr durch eigene, noch aufzusuchende Ursachen herbeigeführt.

Aber neben diesem negativen Ergebnisse erhalten wir noch ein anderes, das ebensowenig vernachlässigt werden darf. Wohl gilt für die Marschrichtung der divergierenden Tochtersphären kein absolut festes Gesetz; allein es ist unverkennbar, daß häufig, viel zu oft, als daß es ein Zufall sein könnte, die jungen Zentren sofort und genau die Richtung auf die vorausbestimmten Spindelpole nehmen. Nun ist offenbar nicht glaubhaft, daß die typische Spindelstellung einer und derselben Zelle bald schon durch die Bewegungsart der Zentren, bald durch eine andere, nur auf die Spindel selber wirkende Ursache bestimmt werde; sondern jene spätere Ursache wird für die Orientierung der fertigen Spindel auch dann und im selben Maße verantwortlich bleiben, wenn die Tochtersphären — was weder konstant noch notwendig ist — sogleich den zutreffenden Weg gefunden haben. Aus unserer zweiten Feststellung folgt also jedenfalls, daß die

obligatorische Richtungsursache der Spindel auch auf die Zentren in gleichem Sinne richtend einwirken kann, — was offenbar als physiologisches Erkennungszeichen jener noch unbekannten Ursache von einiger Bedeutung ist.

4.

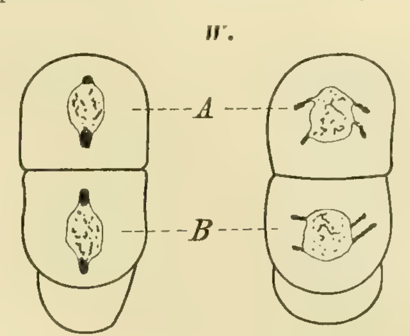
Endlich bedarf die Frage, ob etwa schon im „ruhenden“ Kern die typische Richtung der künftigen mitotischen Figur durch eine konstant gerichtete innere Verteilung vorbereitet sei, noch der Erledigung. Man weiß aus Boveris Schriften, daß die ruhenden Kerne der ersten zwei oder vier Blastomere und weiterhin aller Zellen vom „Keimbahntypus“ ziemlich deutlich einen axial-symmetrischen Bau erkennen lassen. Sie sind fast immer scheibenartig zusammengedrückt, von der breiten Seite gesehen annähernd rund; doch ragt an der einen, oft etwas stärker abgeplatteten Fläche eine wechselnde Anzahl randständiger, den Chromosomenenden entsprechender Zipfel mehr oder minder weit hervor. Innerhalb ihrer Zellen sind die Kerne dieser Kategorie derartig untergebracht, daß die Symmetrieachse des Kerns mit der organischen Achse der Zelle zusammenfällt, und die zipfelförmigen Fortsätze nach der vom Centrosoma abgewendeten Seite, also nach „innen“ zeigen.

Auf Grund dieser Beschaffenheit und Lokalisation könnte zunächst zwischen der Achsenrichtung des Kerns und gewissen Dimensionen der Spindelstellung ein ähnlicher Zusammenhang angenommen werden, wie er — vielleicht — in der Mehrzahl der Fälle für die Ruhelage der Centrosome gilt. Im besonderen liegt auch der Gedanke verlockend nahe, daß die vertikale Mitose der Zelle P_1 vollständig und unmittelbar durch den Bau des noch ruhenden Kernes bedingt sein könnte; denn die Achse dieses Kernes entspricht ohne weiteres der Spindelrichtung, und die Chromosome, deren künftige Enden in den Randzipfeln ja bereits gegeben sind, brauchten nur vollends in die von jenen markierte horizontale Ebene einzutreten, so wäre die typisch gerichtete Äquatorialplatte hergestellt.

Allein davon kann keine Rede sein. Denn sowohl in der Zelle P_1 als in allen übrigen hierher gehörigen Blastomeren erleiden die Kerne sehr häufig in den ersten Phasen der Mitose, ehe noch Spindel und Chromosome gebildet sind, die ausgiebigsten und dabei variabelsten Veränderungen ihrer Achsenrichtung (Nußbaum 1902). Sie werden — vermutlich unter dem Einflusse der auseinanderrückenden Centrosome — schief zur organischen Achse gedreht, auf die Kante gestellt oder gar völlig umgeworfen, so daß die Chromosomenzipfel distalwärts gewendet sind. Daß aber unter solchen Umständen die anfängliche Achsenrichtung der Kerne in keinerlei obligatorischem Zusammenhange mit der Spindelstellung stehen kann, ist selbstverständlich.

Andererseits jedoch tritt an den ruhenden Kernen der Keimbahnkategorie nicht selten eine Erscheinung hervor, die an die Fähigkeit der Centrosome, bei ihrem ersten Auseinandergehen „freiwillig“ die Spindelrichtung zum Ausdruck zu bringen, lebhaft gemahnt. Gewöhnlich kann an den Kernen irgend ein besonderes Gerichtetsein quer zur Achse, etwa mit Hilfe der randständigen Chromosomenzipfel, nicht unterschieden werden; dazu sind letztere zu zahlreich und auch zu unregelmäßig verteilt. Man trifft jedoch bei der Varietät *univalens*, die durch ihre geringere Chromosomenzahl ohnehin günstigere Bedingungen bietet, oft genug Kerne an, deren vier Zipfel leidlich genau quadratisch angeordnet sind,

oder die — was die Übersicht noch viel mehr erleichtert — überhaupt nur zwei diametral gestellte Chromatinfortsätze von doppelter Größe tragen. An derartig günstigem Materiale macht es keine Schwierigkeit festzustellen, daß die Lage der Kerne in ihrer Flächenrichtung zwar vielfach ganz willkürlich ist, daß aber doch auffallend häufig eine bestimmte Situation zur Mittelebene und damit auch zur späteren Spindelachse innegehalten wird: die Chromosomzipfel liegen z. B. paarweise links und rechts, oder auch, wenn es nur zwei sind, genau in der Medianebene. In Fig. W sind solche Fälle für die Ektodermzellen A und B dargestellt. Hieraus ergibt sich die Folgerung, daß die Kerne vom Keimbahntypus zwar nicht gezwungen, aber befähigt sind, auf richtungsbestimmende Ursachen — höchstwahrscheinlich dieselben, denen auch die Spindel ihre Einstellung verdankt, — mit gewissen Drehungen um ihre Achse zu reagieren; wodurch wiederum auf die Natur jener noch unbekannten Ursachen im voraus ein Streiflicht fällt.



Zwei Stadien IV von *univalens*, konservierte Präparate. Von oben gesehen.

Ob bei den diminuierten Kernen der rein somatischen Zellfamilien etwas Ähnliches geschieht, muß fraglich bleiben. Diese Kerne sind äußerlich kugelrund und innen, soviel man sieht, durchaus isotrop, so daß man irgend eine etwa vorhandene Stellungnahme zur Teilungsrichtung doch nicht zu erkennen vermöchte.

5.

Fassen wir jetzt zusammen, wie unsere Kenntnis vom Hergange der typisch gerichteten Teilungsweise sich gestaltet hat.

Es wurde gezeigt, daß die frühen und frühesten Phasen des mitotischen Prozesses, sowie die Zustände des „ruhenden" Teilungsapparates der typischen Einstellung im Raum nicht gerade völlig fremd gegenüberstehen. Aber sie nehmen gleichsam nur fakultativ, ohne Verantwortung daran teil, oder kommen im besten Falle nur als Ursache einzelner Dimensionen der Spindelstellung in Betracht.

Die Ruhelage des Centrosoms hat vermutlich — wenigstens spricht bis jetzt nichts dagegen — insofern kausalen Wert, als in zahlreichen Fällen auf Grund des symmetrischen Auseinandergehens der Tochterzentren die zur organischen Achse senkrechte Ebene bestimmt ist, in der die Spindel liegen wird. Eine Normierung anderer Winkelverhältnisse zwischen Spindel und organischer Achse durch geregelte ungleiche Wanderung der Zentren findet jedoch nicht statt; so daß in solchen Fällen schon für die Herbeiführung des Winkelverhältnisses eine besondere Ursache benötigt wird. Zwischen der Ebene, in der die Tochtersphären von der organischen Achse hinweg zunächst auseinandergehen, und der endgültigen Spindellage besteht kein notwendiger kausaler Zusammenhang; doch ist eine gewisse Neigung der Zentren vorhanden, die künftige Spindelrichtung bereits bei ihrer Trennung „freiwillig" vorweg zu nehmen. Auch die ruhenden Kerne — wenigstens die vom

Keimbahntypus — drehen sich bisweilen so um ihre Achse, daß zwischen der Lage ihrer zipfelförmig vorragenden Chromosomenden und der bevorstehenden Teilungsrichtung ein bestimmtes, einfaches Verhältnis resultiert.

In jedem Falle aber haben wir die reife, die Äquatorialplatte tragende Spindel als dasjenige Gebilde erkannt, an dem allein die Kausalität der typisch gerichteten Teilung unter allen Umständen zur Geltung kommt und zwar vollständig, d. h. in Bezug auf alle Dimensionen.

Demnach wird der Hauptgegenstand und das eigentliche Ziel unserer Analyse sein die Ursachen aufzudecken, durch die in jeder Zelle die vorschriftsmäßige Einstellung der reifen Spindel bewirkt wird. — Unsere Kenntnis, daß jene Ursache ihrer Natur nach befähigt sein muß, auch auf den ruhenden Kern und die sich trennenden Tochtersphären richtend einzuwirken, kann uns dabei als ein Indicium vielleicht von Nutzen sein.

Wir suchen jetzt, auf Grund des früher von uns aufgestellten Programmes, zunächst eine Antwort auf die Frage, ob die typische Einstellung der Spindel passiv geschieht, als Wirkung einfacher mechanischer Faktoren, oder aber durch eine aktive Leistung des Zellprotoplasma — mit oder ohne Beteiligung äußerer Richtungsreize — zu stande kommt.

II. Mechanische Faktoren.

1.

Man weiß, wie sehr verbreitet früher die Ansicht war, daß alle typisch bestimmte Teilungsrichtung durch mechanische Einflüsse erklärt werden könne. Da die langgestreckte Spindel samt ihren wachsenden Polstrahlungen zumeist die ganze Furchungszelle durchsetzt, ja oft kaum den nötigen Platz darin zu finden scheint, zugleich aber beweglich und verschiebbar ist, so lag es wirklich nahe zu glauben, eine Spindel müsse durchaus und ganz von selbst in diejenige Achse ihrer Zelle zu liegen kommen, die ihr zur Ausdehnung den reichlichsten Raum gewährt: in die Richtung der größten Protoplasmamasse (Hertwigsche Regel). Wobei eine solche Richtung entweder durch einseitige Anhäufung des Dotters innerhalb der Zellen, oder durch gegenseitigen Druck und die daraus entstehende Deformation der ganzen Zellen geschaffen werden sollte.

Seither ist der Glaube an die allgemeine Bedeutung des in der Hertwigschen Regel ausgedruckten Kausalzusammenhanges stark vermindert worden. In der Furchungsgeschichte von Ascaris besitzt derselbe, wie ich schon früher (1896a) hervorgehoben habe und hier in größerer Vollständigkeit und besserer Begründung noch einmal auseinandersetzen will, bestimmt keine Gültigkeit.

Daß zunächst der Dotter, den die Ascariszellen enthalten, mit der typischen Einstellung der Spindeln nichts zu tun haben kann, ist jedem klar, der ein lebendes Furchungsstadium unseres Wurmes gesehen hat. Die Dotterkörnchen sind in das Plasma der meisten Zellen ja viel zu spärlich, immer aber gleichmäßig eingestreut und bedingen durch ihre Gegenwart überhaupt keine Richtung größter Protoplasmamasse. Es gibt freilich eine Ausnahme: das ungeteilte Ei. Hier zieht sich, wenn die Mitose anhebt, der Dotter in die Nähe

des unteren Poles zusammen; dadurch wird innerhalb des kugelrunden Gebildes der Bereich des eigentlichen Protoplasma in der Achsenrichtung eingeengt, und es entsteht dem Äquator parallel eine Richtung größter Protoplasmamasse, die nach Hertwigs Gesetz der Spindel eine „horizontale" Stellung verleihen müßte. Aber es ist, als wenn uns am Ascarisei die Machtlosigkeit mechanischer Faktoren eigens demonstriert werden sollte: die erste Teilungsspindel stellt sich vertikal, und ihr unteres Centrosoma taucht tief in die angesammelte Dottermasse.

Etwas günstiger liegen a priori die Verhältnisse für die andere Voraussetzung, nach welcher die Spindelstellung durch die Gestalt der ganzen Zelle im Sinne der Hertwigschen Regel mechanisch bedingt werden soll. Denn die Form der Ascariszellen ist — mit Ausnahme des ungeteilten Eies — ja keine kuglige: aus dem gegenseitigen Kontaktverhältnis ergibt sich für eine jede, zum Teil unter Mitwirkung des Schalendruckes, eine bestimmte Gestalt mit Ecken und Kanten, an der sich natürlich allemal irgend eine Richtung größter Protoplasmamasse bezeichnen läßt. Und wie die Zellformen, so sind auch diese Richtungen typische, könnten also ganz wohl die Ursache einer typisch geregelten Spindelstellung sein. Allein die Richtung der größten Plasmamasse ist bei der Mehrzahl der Ascariszellen durchaus nicht diejenige, in welche die Teilungsspindel zu liegen kommt. Bei sehr zahlreichen epithelial gelagerten Blastomeren, z. B. fast allen Ektodermzellen der mittleren Entwickelungsstufen steht infolge der seitlichen Kompression die längste Achse senkrecht auf der freien Oberfläche des Embryo; die Spindeln aber liegen nicht in dieser selben Achse, sondern rechtwinklig zu ihr, der Oberfläche des Epithels parallel, also jedenfalls nicht in der Richtung der größten Protoplasmamasse. Und bei der Klüftung des Stadium II stellt sich die Spindel der in axialer Richtung komprimierten unteren Zelle (Fig. Q, p. 69, P_1) sogar zweifellos in die Richtung der geringsten Protoplasmamasse, des größten Druckes ein, der Hertwigschen Regel zum Hohne (zur Strassen, 1895). — Wenn demnach schon das Studium der normalen Teilungsweise gestattete, für die Mehrheit aller Spindelstellungen des Ascariskeimes passiv-mechanische Bewirkung nach Hertwigs Regel auszuschließen, so mußte doch andererseits zugegeben werden, daß bei einigen Blastomeren, z. B. der oberen, ektodermalen Zelle des Stadium II (Fig. Q, AB), die Spindelstellung mit der größten Ausdehnung des Plasma zusammenfällt; wonach man wenigstens für diese Fälle an eine passive Einstellung der Spindel glauben konnte. Allein auch diese bescheidene Möglichkeit, der Hertwigschen Regel einige Geltung zu gewähren, wird gerade für den genannten charakteristischen Fall — und damit sehr wahrscheinlich für alle — durch das Experiment zerstört. An unserem Dreifachzwilling erlitt die ektodermale Zelle des senkrechten (auf dem Kopfe stehenden) Individuums durch den Druck der eingeschnürten Schale eine derartig starke Deformation, daß ihr größter Durchmesser, der sonst quer zur Längsachse steht, in die Richtung der Achse zu liegen kam (Taf. IV, Fig. 50—52). Dennoch orientierte sich die Spindel dieser Furchungskugel, wie typisch, quer zur Achse, also diesmal senkrecht zur Richtung der größten Plasmamasse.

2.

Nun werden viele der Ansicht sein, daß mit der Disqualifikation der Hertwigschen Regel überhaupt die ganze Frage, ob etwa die Spindelstellung aller oder doch einiger Zellen von Ascaris mechanisch erklärt werden könne, ihre Erledigung gefunden habe. Dem stimme ich nicht ohne weiteres bei. Man weiß so wenig über die Physiologie der mitotischen Erscheinungen: wo die bewegenden Kräfte lokalisiert sind, welche Teile ziehen, welche gezogen oder geschoben werden. Sind wir da wohl zu der Meinung berechtigt, daß eine passive Bewirkung der Spindellage schlechterdings nur im Sinne der Hertwigschen Regel denkbar sei? Es könnte vielleicht Zellen geben, bei denen aus rein mechanischen Gründen nicht die Spindel, sondern die Äquatorialplatte in die Richtung der größten Ausdehnungsmöglichkeit, der größten Plasmamasse zu liegen kommt. Hiernach wäre also nicht ganz ausgeschlossen, daß bei gewissen Mitosen des Ascariskeimes, z. B. der unteren Zelle im Stadium II, die typische Spindelstellung, obwohl sie der Hertwigschen Regel widerstreitet, dennoch auf passivem Wege durch Druck- und Raumverhältnisse innerhalb der Zelle herbeigeführt würde. — Allein auch diese Verlegenheitshypothese ist — wenigstens für den genannten Hauptfall — bereits widerlegt. Bei Rieseneiern mit oblonger Schale fehlt im Stadium II die axiale Kompression der unteren Zelle, und an normalen Eiern tritt der gleiche Zustand ein, wenn man durch Hin- und Herrollen die Schale ein wenig verlängert und so den Keim von ihrem Gegendrucke befreit. Das hindert jedoch, wie ich früher mitgeteilt habe (1898a p. 149), die nunmehr fast rundliche untere Zelle keineswegs, ihre Äquatorialplatte vorschriftsmäßig in die „horizontale" Ebene einzustellen, in der normalerweise eine so ausgeprägte Richtung größter Protoplasmamasse gegeben ist.

Endlich spricht auch die oben mitgeteilte Tatsache, daß die typische Spindelrichtung gelegentlich schon durch die Lage des ruhenden Kernes oder die Ebene, in der die Tochtersphären auseinandergehen, vorweg zum Ausdruck gebracht werden kann, a priori gegen eine grob mechanische Kausalität. Es wäre kaum einzusehen, wie die Richtung größter Protoplasmamasse auf die Bewegungen jener räumlich beschränkten Zellorgane einwirken sollte; — und warum nur gelegentlich?

Nunmehr betrachte ich unsere erste und wichtigste Frage als endgültig klargestellt.

Da für die Zellen des Ascariskeimes keinerlei konstante Beziehung zwischen den Teilungsrichtungen einerseits und den Richtungen größter Ausdehnungsmöglichkeit andererseits besteht, indem einige Spindeln sich in die Richtung der größten, andere in die der kleinsten Protoplasmamasse, noch andere in keine von beiden orientieren, so kann hier natürlich von einer allgemeinen Gültigkeit der Hertwigschen Regel oder irgend eines anderen rein mechanischen Erklärungsprinzipes keine Rede sein. In jedem Falle stünde den mechanisch erklärten Fällen eine Menge unerklärter Ausnahmen gegenüber. Da aber obendrein für gewisse Mitosen erwiesen ist, daß man die betreffende Achse, wenn sie lang ist, künstlich in eine kurze verwandeln darf und umgekehrt, ohne daß die typische Teilungsweise verhindert würde, so wird selbst die Annahme einer teilweisen Gültigkeit mechanischer Erklärungen äußerst unwahrscheinlich. Die Zelle selbst muß — sicher in vielen, wahrscheinlich in allen Fällen — in ihrem feineren Bau eine Ursache enthalten, die ihre Spindelstellung entweder ganz allein beherrscht oder doch wesentlich mitbestimmt. Die typisch

gerichtete Klüftung der Ascariszellen stellt keinen passiven, sondern einen aktiven, nicht einen mechanischen, sondern einen physiologischen Vorgang dar.

III. Physiologische Faktoren.

A. Einleitung.

1.

Das Ergebnis des vorigen Abschnittes ist für unser Urteil über die Komplikationshöhe der fertigen Spindel, also desjenigen Gebildes, an dem der Einstellungsprozeß in Erscheinung tritt, bedeutungsvoll. Wir wissen jetzt, daß dieser Komplex von Fasern, Sphären und Chromosomen nicht nur einen Mechanismus darstellt, der im weiteren Verlauf sich selber und die Zelle in zwei diametrale Hälften zerspaltet, sondern der darüber hinaus noch zu der Leistung befähigt ist, von schwankender Anfangslage aus eine ganz bestimmte Richtung innerhalb der Zelle durch drehende Bewegung aufzufinden und festzuhalten. Darin aber liegt zugleich ein Urteil über die Beschaffenheit der Umgebung. Denn es ist klar, daß jene Leistung des mitotischen Apparates innerhalb einer völlig isotropen Umgebung nicht von statten gehen könnte. Sie setzt vielmehr das Vorhandensein irgendwelcher fest lokalisierter und typisch angeordneter Orientierungsmittel außerhalb der beweglichen Spindel unbedingt voraus.

Mit anderen Worten: der Einstellungsvorgang ist ein Reizvorgang. Und zwar besteht nach Lage der Dinge kaum ein Zweifel, daß es sich im besonderen um chemische Reize, um chemotaktische Bewegungen handeln werde.

Die Analyse aber wird vor die Aufgabe gestellt, die spezielle Einrichtung dieser Reizmechanismen aufzudecken. Wir wollen wissen, woher eine jede von diesen scheinbar gleichartigen Zellen, die mit so verblüffender Sicherheit ihre Spindel in eine vorgeschriebene Stellung bringen, die eine in die Längsachse des Embryo, andere quer oder in einem haarscharf bestimmten Winkel schräg dazu, den orientierenden Reiz bezieht: ein Problem, das mich seit dem Beginn meiner Studien über die Ascarisentwickelung auf das lebhafteste beschäftigt hat, — vielleicht besonders lebhaft deshalb, weil eben durchaus keine Möglichkeit bestand, durch noch so genaue Beobachtung normaler Embryonen irgend eine Auskunft zu erhalten.

A priori fand ich zwei Möglichkeiten vor. Die geforderten festen, typisch geordneten Punkte, von denen aus der orientierende Richtungsreiz auf die Spindel oder einzelne Teile derselben wirken soll, konnten entweder innerhalb der in Mitose begriffenen Zelle selbst oder aber in den die Zelle umgebenden Keimbezirken — sogenannte „äußere“, d. h. von außerhalb des Keimes herantretende Reize kommen nicht in Betracht — gelegen sein. Die erste Annahme war mir von Haus aus sympathisch, weil doch das ungeteilte, kugelrunde und einer Nachbarschaft entbehrende Ei seine typisch axiale Spindelstellung fraglos auf Grund eines inneren Richtungsreizes — als solcher könnte z. B. die

stark anisotrope Dotterverteilung dienen — zur Ausführung bringt. Wenn ich aber die Verhältnisse der Klüftungsstadien recht bedachte, so fühlte ich mich doch geneigt, der zweiten Möglichkeit den Vorzug zu geben. Denn innerhalb der Furchungszellen sieht man im Umkreis der mitotischen Figur nichts von typischer Anordnung irgend welcher Teile. Und die unregelmäßige, wechselnde Art, in der die Dotterkörnchen in das helle Plasma eingelagert sind, erweckt gewiß nicht den Eindruck, als ob in dieser sorglos gemischten Substanz anisotrope Differenzierung etwa in unsichtbarem Zustande vorhanden wäre. Dahingegen sind typisch gelagerte Punkte außerhalb der Zellen ohne weiteres da. Kommt doch vom zweizelligen Stadium ab jeder Furchungszelle eine in vielen Einzelheiten streng typisch geordnete Umgebung zu, in deren Plasmaleibern oder Kernen, Berührungsflächen, Kanten oder Ecken die orientierenden Reize lokalisiert sein könnten. Und jede vollendete Klüftungsperiode stellt eine neue und immer wachsende Auswahl derartiger Richtungspunkte für die bevorstehenden Mitosen von selbst zur Verfügung. — Unter solchen Umständen erscheint die Annahme, daß bei mehrzelligen Ascariskeimen die Richtungsreize von der Umgebung der betreffenden Zelle geliefert würden, als die einfachste und darum — bis zum etwaigen Beweise des Gegenteils — die einzig zulässige.

Als nun die Geschichte der T-Riesen endlich Hoffnung gab, eine wirkliche Entscheidung in dieser Frage herbeizuführen, widmete ich begreiflicherweise den Teilungsrichtungen von Anfang an besondere Aufmerksamkeit. Dabei fand ich in der Tat eine Entscheidung, aber nicht diejenige, die ich erwartet hatte.

2.

Vor dem Eintritt in die Analyse muß zuvörderst noch eine kleine methodologische Schwierigkeit behoben werden. Dasjenige, was die Geschichte der T-Riesen für eine kausale Untersuchung der Teilungsrichtungen wertvoll macht, ist natürlich wieder — wie beim Rhythmus und allen übrigen Einzelfragen — die Alternative, ob die typischen Spindelstellungen nach Störung der normalen Gesamtkonfiguration und der typischen Nachbarschaftsverhältnisse erhalten bleiben oder nicht. Im vorigen Kapitel, als wir die Physiologie des Rhythmus untersuchten, war es leicht, den Tatbestand festzustellen: die Blastomere mochten noch so sehr durcheinandergeraten sein, — sobald ihre Identifizierung überhaupt gelang, machte die Beurteilung des normalen oder abnormen Charakters ihres Teilungsrhythmus keine größere Schwierigkeit, als in der regulären Entwickelung. Anders, wenn es sich um die Spindelstellungen handelt. Was bedeutet denn innerhalb des atypisch geordneten Zellenmaterials der T-Riesen, wo die Gesamtform bis zur Unkenntlichkeit verändert, die Mehrzahl der typischen Lagebeziehungen abnorm geworden ist, „typische Teilungsrichtung“?

In der normal-deskriptiven Darstellung der Ascarisfurchung machen wir, um die typische Richtung einer Mitose erkennbar zu bezeichnen, von verschiedenen Mitteln Gebrauch. Da vom Beginne der Entwickelung an deutliche Beziehungen zwischen den Teilen des Keimes und den späteren Hauptebenen des Embryo zu erkennen sind, so werden die Teilungsrichtungen mit Vorliebe nach ihrem Verhältnis zu jenen Ebenen aufgefaßt: wir sprechen von frontalen, sagittalen, transversalen Scheidewänden, oder nennen, in der Voraus-

setzung, daß dem Keim eine konstante Orientierung erteilt wird, die Spindelrichtungen horizontal und vertikal. Hin und wieder erscheint es aus besonderen Gründen bequem, die Richtung einer Mitose nicht auf das Ganze, sondern auf eine angrenzende, ihrer Lage nach bekannte Furchungskugel, z. B. die zugehörige Schwesterzelle zu beziehen. In solchem Falle wird am besten die gemeinsame Kontaktfläche beider Zellen zu Grunde gelegt, und die Spindelrichtung als senkrecht, parallel oder schräg zu dieser Fläche dargestellt. Oder man benutzt die Form der zur Teilung schreitenden Zelle als Merkmal und sagt, die Spindel liege in der längsten Zellachse oder zeige auf eine bestimmte Ecke hin. Am wenigsten werden wir bei Ascaris geneigt sein, eine letzte, sonst nicht ungebräuchliche Methode der Richtungsbestimmung deskriptiv zu verwenden, wonach die Spindelrichtung überhaupt nicht mit der Umgebung der Zelle, sondern mit der Richtung der vorausgegangenen Mitose (aus der die Zelle selbst hervorging), also mit einem früheren inneren Zustande der Zelle verglichen wird. Diese „interne" Bestimmungsart mag für die deskriptive Darstellung dort zweckmäßig sein, wo die Furchungszelle von Teilung zu Teilung ihren Ort nicht verändert. Bei Ascaris aber, deren Blastomere in mannigfachster Weise sich drehen und durcheinandergleiten, setzt das Verfahren die genaueste Kenntnis und Berücksichtigung aller stattgehabten Bewegungen voraus und wäre darum schwierig und unzuverlässig.

Es liegt auf der Hand, warum wir in der deskriptiv-normalen Entwickelungsgeschichte von Ascaris alle die genannten Methoden und wohl noch andere promiscue gebrauchen dürfen, wie sie uns von Fall zu Fall am bequemsten sind. Infolge der hohen Regelmäßigkeit des normalen Ablaufs können eben für jede Spindelstellung nicht eins, sondern beliebig viele Richtungsverhältnisse bezeichnet werden: zum Ganzen, zur unmittelbaren Nachbarschaft, wie zu inneren Richtungen der Zelle selbst. Alle sind gleichzeitig typisch, und wo wir irgend eines von ihnen verwirklicht finden, da müssen es — ohne weitere Prüfung — auch alle übrigen sein.

Dies ist ja eben der Grund, warum das Studium der deskriptiv-normalen Ascaris-Entwickelung über ein kausales Verhältnis zwischen der sich typisch orientierenden Spindel und ihrer Umgebung nicht das geringte verrät. Welche etwa von all den räumlichen Beziehungen, die sich beschreibend verwenden lassen, im geheimen die kausale ist, ob der richtende Reiz aus der Ferne oder Nähe oder gar aus dem Inneren der Zelle kommt, bleibt völlig dunkel.

Anders aber liegen die Dinge, sobald es sich um T-Riesen handelt. Wie die Bilder eines schlecht zentrierten Opernglases nicht mehr zusammenfallen, so bringt die Verlagerung des Zellenmaterials die frühere Koinzidenz aller räumlichen Beziehungen innerhalb des Keimes zum Verschwinden; und zwar geraten — je nach der Stärke der Störung — entweder nur einzelne oder gar sämtliche Merkmale untereinander in Disharmonie. Dazu kommt, daß bei den T-Riesen ein Teil der für eine gewisse Mitose deskriptiv verwendbaren Merkmale überhaupt fehlen kann. Eine Spindelstellung auf die „Hauptebenen des Ganzen" zu beziehen, ist häufig ausgeschlossen, da an dem monströsen Gebilde Hauptebenen gar nicht erkennbar sind. Die Zellgestalt läßt uns sogar meistens im Stich, denn bei fast allen T-Riesenzellen ist die Form eine etwas andere, als die typische. Kontaktflächen mit bestimmten Nachbarzellen, nach denen man sonst sich richten konnte, fehlen oft, da die be-

treffende Nachbarin abseits verschoben wurde, und es mag Zellen geben, bei denen kein einziges der gebräuchlichen Merkmale mehr zur Verfügung steht.

Hierin liegt nun für unsere Analyse eine Erschwerung und ein Gewinn. Eine Erschwerung insofern, als wir uns, wenn bei T-Riesen über typische oder atypische Spindellage geurteilt werden soll, selbstredend nicht auf die Feststellung beschränken dürfen, ob die für den betreffenden Fall bisher deskriptiv verwendete Richtungsbeziehung noch gilt, oder nicht; sondern wir müssen alle Merkmale prüfen. Eventuell würde, wenn die gebräuchlichen samt und sonders versagen sollten, darüber hinaus zu untersuchen sein, ob etwa irgend eine andere, in den normalen Verhältnissen bisher nicht beachtete räumliche Beziehung erhalten bleibt.

Der für uns unschätzbare Vorteil aber besteht darin, daß bei dem Auseinanderfallen der Merkmale der bis dahin verborgene Rangunterschied zwischen deskriptiven und kausalen Richtungsbeziehungen zu Tage treten muß. Die Spindel folgt dem ihr zugeordneten Richtungsreize, wie immer sein Ausgangspunkt in Bezug auf andere Teile des Systems verlagert sein mag. Dadurch wird für jeden Einzelfall die Zahl der möglichen Reizverhältnisse zum mindesten eingeschränkt: denn alle diejenigen deskriptiven Richtungsbeziehungen, die durch die Verlagerung aufgehoben worden sind, scheiden vom Wettbewerb um den Rang des kausalen Verhältnisses aus. Allein die Analyse läßt sich noch weiterführen. Offenbar spricht eine sehr große Wahrscheinlichkeit dafür, daß der orientierende Reiz nicht im einen Falle von der Zellgestalt, im anderen von einer Nachbarzelle, im dritten von der Form des Ganzen geliefert werde, sondern daß für alle Spindelstellungen des Ascariskeimes eine und dieselbe Art von Richtungsreizen wirksam ist. Wenn wir nun beim Studium viele Einzelfälle finden werden, daß bei der wechselnden Kombination verschwindender und erhaltener Richtungsbeziehungen eine einzige ist, die unter gar keinen Umständen je verloren geht, so haben wir mit fast vollkommener Gewißheit den wahren Richtungsreiz isoliert.

Und nun ans Werk. Wir beginnen mit der systematischen Prüfung aller derjenigen deskriptiven Richtungsbeziehungen, deren feste Merkmale außerhalb der in Teilung befindlichen Zelle gelegen sind.

B. Spindelstellung und äußere Richtungen.

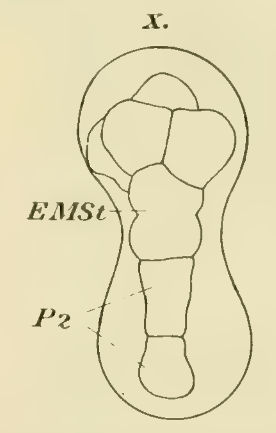
α. Verhältnis der Spindel zu den Hauptrichtungen des Embryo.

Die einfachste und gebräuchlichste Bestimmungsweise ist die, nach der man das räumliche Verhältnis einer Spindelstellung zu den Hauptrichtungen des Keimes ins Auge faßt.

Bringen wir zunächst die Frage auf eine Form, die für unsere Analyse der Reizverhältnisse einen Sinn ergibt; — denn es ist selbstverständlich, daß die „Hauptrichtungen" als solche keinen Reiz liefern können. Aber es wäre doch a priori denkbar, daß in der typischen Entwickelung die Orientierung einer jeden Spindel von der vorschriftsmäßig geordneten

Gesamtheit der Blastomere geleitet würde, oder: daß wenigstens größere Bruchstücke des Ganzen, in denen die Hauptrichtungen bereits zum Ausdruck kommen, zu einer gemeinsamen und gegenseitigen Beeinflussung ihrer Spindelrichtungen verbunden wären. Im ersteren Falle könnte bei T-Riesen, denen die normale Gesamtform ja immer fehlt, niemals eine einzige Mitose in irgend einem Sinne typisch sein. Im zweiten bestände die Möglichkeit, daß diejenigen Zellen eines Riesen, deren Lage zu den Hauptrichtungen — falls solche erkennbar sind — die typische ist, sich vorschriftsmäßig teilen, die anderen aber nicht; und hier eröffnete sich ein Angriffspunkt für die Analyse.

In der Teilungsperiode IV—VIII bietet sich uns ein höchst geeigneter Gegenstand zur Prüfung und Entscheidung der aufgeworfenen Frage, denn alle genannten Voraussetzungen sind hier erfüllt: ein vierzelliger zur Klüftung reifer T-Riese läßt sämtliche Hauptebenen, oft auch die Richtung von vorn nach hinten, gerade so klar unterscheiden, als das normal orientierte rhombische Stadium; und er enthält alles, was wir brauchen, nämlich erstens drei Zellen (A, B und EMSt), deren Lage zu jenen Ebenen die typische ist, und zweitens eine abnorm gelagerte: die „unterste" Furchungskugel P_2, die von Rechts wegen sich weiter oben im Winkel zwischen ihrer Schwester EMSt und der Ektodermzelle B befinden sollte. — Wie teilen sich diese vier Zellen?



Teilung von EMSt und P_2 eines T-Riesen. Nach dem Leben.

Es zeigt sich zunächst, daß die beiden oberen Blastomere A und B ihre Spindeln, wie es der zu prüfenden Hypothese entspricht, ausnahmelos in das typische Stellungsverhältnis zum Gesamtkeim orientieren, nämlich „horizontal" und zwar quer zur Medianebene, in der sie selbst gelegen sind (Taf. I, Fig. 2; Taf. III, Fig. 24). Auch die unterste Zelle P_2 verhält sich so, wie man vom Standpunkte unserer Annahme erwarten sollte: sie liegt an falscher Stelle und teilt sich auch falsch; denn in der typischen Entwickelung ist eine horizontale Spindelstellung für sie vorgeschrieben, bei T-Riesen aber richtet sich ihre Spindel ohne jede Ausnahme vertikal (Fig. X, P_2).

Allein die noch übrige vierte Furchungskugel, die „Mittelzelle" der T-Figur, fügt sich der von uns geprüften Annahme um so weniger. Diese Zelle liegt, wie schon hervorgehoben, zur Zeit ihrer Teilung stets an derselben Stelle des Keimes, gleichviel ob es sich um normale Entwickelung oder um T-Riesen handelt: nämlich in der Medianebene mitten unter dem ektodermalen Schwesternpaare. Sie teilt sich im Typus horizontal, derartig, daß ihre beiden Sprößlinge in der Medianebene und im Kontakt mit den Ektodermzellen hintereinanderliegen. Bei T-Riesen aber wird die Spindel der Mittelzelle beinahe immer genau vertikal eingestellt (Fig. X, EMSt). Und von den Tochterzellen, die aus der Teilung hervorgehen, behält nur die obere Anschluß an das darüber balancierende, zu dieser Zeit meist vierzellig gewordene Ektoderm.

Somit ergibt sich aus den Vorgängen dieser Klüftungsperiode zweierlei; zunächst, daß

in der normalen Gesamtkonfiguration kein orientierender Reiz — und natürlich auch keine Vorbedingung — für die typische Einstellung der Spindeln enthalten ist; denn die „normal“ situierten Zellen A und B teilen sich bei T-Riesen, deren Gesamtgestalt eine abnorme ist, immer typisch. Zweitens aber erfahren wir, daß die Spindelstellung mit den Hauptebenen auch in beschränkterem Kreise, nämlich soweit sie durch eine Zellmajorität noch klar zum Ausdruck gebracht werden, physiologisch nichts zu schaffen hat, wenigstens nicht in allen Fällen; denn die Zelle EMSt liegt A und B gegenüber an der richtigen Stelle und teilt sich — in Bezug auf jene — dennoch falsch.

β. Verhältnis der Spindel zu einzelnen Nachbarzellen.

1.

Nachdem sich — was ja im Grunde vorauszusehen war — gezeigt hat, daß der deskriptiven Beziehung der Spindelrichtung zu den Hauptebenen des Keimganzen eine kausale Bedeutung nicht innewohnt, untersuchen wir jetzt eine neue Art von Richtungsbeziehungen, bei denen die Wahrscheinlichkeit, es möchte sich hier um die wirkliche Reizbeziehung handeln, von Haus aus ungleich größer ist: die Beziehung der Spindelrichtung zur Lage einer einzelnen, bestimmten Nachbarzelle. Hierbei wird in erster Linie an die Schwesterzelle des in Teilung begriffenen Blastomers zu denken sein.

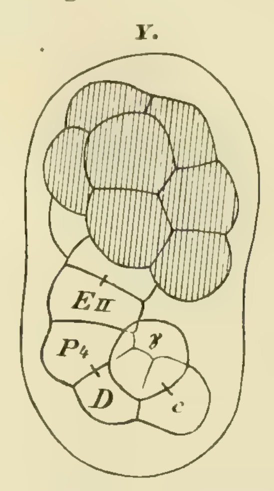
Wohl sicher wäre unter allen überhaupt möglichen Ursachen der typisch geregelten Teilungsweise die physiologisch einfachste die, daß jede Spindel von einer bestimmten Nachbarzelle aus derartig „angezogen“ würde, daß sie ihre Längsachse, einer Magnetnadel ähnlich, in die Richtung des Reizes, d. h. senkrecht auf die Trennungsfläche der beiden Blastomere einstellen müßte. Zum Beispiel wäre die vertikale Spindelstellung der unteren Zelle P_1 im Stadium II, die, wie wir erfahren haben, von äußeren Druckverhältnissen ganz unabhängig ist, auf diese Weise sogleich erschöpfend erklärt. In anderen Fällen, wenn die Spindel mit allen vorhandenen Berührungsflächen schiefe Winkel bildet oder parallel dazu gerichtet ist, also jedenfalls nicht einfach in die Richtung des einwirkenden Reizes eingestellt werden kann, müßte der vorauszusetzende Reizmechanismus komplizierter sein. — Durch die Annahme aber, daß die einander zugeordneten Funktionen des orientierenden Reizes und seiner typischen Beantwortung durch die Spindel allemal auf Schwesterzellen verteilt seien, gewänne der Vorgang der ontogenetischen Herstellung jener Koordination sehr an Begreiflichkeit.

Nun wird, so denke ich, keinem meiner Leser entgangen sein, daß die vorhin von uns erörterte „abnorme“ Teilungsrichtung der Zellen EMSt und P_2 des vierzelligen Stadiums nicht nur als negativer Beweis gegen die kausale Bedeutung der Hauptebenen verwendbar ist, sondern zugleich ein sehr positives Zeugnis für die jetzt geprüfte Art von Richtungsbeziehungen abzulegen scheint, für die Beziehung zwischen Spindel und Schwesterzelle. In der typischen Entwickelung sind die beiden unteren Blastomere vom Ende des Orientierungsprozesses ab hintereinander in der Richtung der Längsachse gelagert, ihre gemeinsame Scheidewand ist also transversal, und da die Spindeln beider Zellen mit der Längsrichtung zusammenfallen, so stehen dieselben ihrerseits senkrecht auf der

Scheidewand (Fig. S, p. 70). Bei einem T-Riesen aber, dessen unteres Zellenpaar die vertikale Stellung niemals verlassen oder doch nach mißglücktem Orientierungsversuche wieder eingenommen hat, liegt selbstverständlich die Berührungsfläche der Zellen horizontal. Wenn nun, wie wir gesehen haben, bei T-Riesen die Spindelrichtung der untersten Zelle ausnahmelos und die ihrer Schwester EMSt fast immer die vertikale ist, so stehen beide Spindeln wiederum senkrecht zur Scheidewand und wiederholen damit getreulich das typische Verhältnis der normalen Entwickelung. Hier wie dort ist es eine gestreckte, vierzellige, nur ungleich gelagerte Säule, die aus der Teilung des Paares ihren Ursprung nimmt.

Bei genauerem Studium in Klüftung begriffener T-Riesen stellt sich heraus, daß in ganz gleicher Weise viele Mitosen, deren Richtung beim ersten Anblick möglichst regellos erscheint, die typische Beziehung zu der zugehörigen Schwesterzelle aufrecht erhalten. So finden wir, daß in der Übergangsperiode zum 16zelligen Stadium die deplacierte „Schwanzzelle“ (Fig. Y, c γ) fast zuverlässig ihre Spindel, wie im Typus, parallel zu derjenigen Scheidewand orientiert, mit der sie an der vor ihr gelegenen Keimbahnzelle haftet. Und diese letztere Furchungskugel besteht mit gleicher Hartnäckigkeit darauf, ihre Spindel senkrecht zu dieser selben Richtung einzustellen; wie andererseits auch die Urzelle des Darmes und ihre Schwester, die Schlund-Mesodermanlage, von ihrer gegenseitigen Beziehung nur ausnahmsweise abgewichen sind, — Beispiele, die sich aus der Beschreibung anderer Teilungsperioden reichlich vermehren ließen.

Y.



T-Riese im Stadium XVI. Nach dem Leben.
Das Ektoderm ist schraffiert.

Die Auffälligkeit dieser Erscheinung tritt noch besonders hervor, wenn man bedenkt, daß ja die schwesterliche Scheidewand — vom zweizelligen Stadium abgesehen — durchaus nicht die einzige, oft nicht einmal die größte Kontaktfläche der betreffenden Zelle ist. So wird zum Beispiel in der Teilungsperiode IV—VIII die obere Zelle des ventralen Paares durch die zwei resp. vier großen Kontaktfacetten, die sie mit den Ektodermzellen bildet, viel intensiver in ihrer Form beeinflußt, als durch die eine Fläche an ihrer Schwesterzelle (Fig. X, p. 83). Dennoch ist es gerade diese, die bei der deskriptiven Bestimmung der Spindelrichtung allein in Frage kommt!

Unter solchen Umständen ist nicht zu bestreiten, daß die Annahme, die deskriptive Beziehung zwischen der Teilungsrichtung einer Zelle und ihrer schwesterlichen Berührungsfläche sei der Ausdruck eines wirklich physiologischen Reizverhältnisses, ziemlich viel Wahrscheinlichkeit für sich hat.

2.

Allein die Konstanz dieser Beziehung gilt — und das ist für unsere Analyse von ausschlaggebender Bedeutung — nur für viele Fälle, nicht für alle. Abgesehen davon, daß

in der normalen Entwickelung einzelne Schwesternpaare, z. B. die symmetrischen Anlagen des Schlund-Mesoderms, sich völlig voneinander trennen und dennoch ihre Teilungsrichtung typisch zu regeln vermögen, findet sich auch in der Geschichte der T-Riesen eine Anzahl von Fällen, in denen eine mitotische Zelle die typische Beziehung zu ihrer benachbarten Schwester nicht innehält.

Bei dem Taf. II, Fig. 15 dargestellten Riesen z. B. teilt sich die hellblaue Urdarmzelle E in ungefähr derselben Richtung, in der ihre Schwester, die dunkelblaue Urzelle des Schlundes und Mesoderms zerlegt worden ist; dem Typus nach aber sollten die beiden Teilungen zueinander senkrecht stehen. Und bei dem Riesen Fig. 17 müßten die Teilungsfiguren der grünen und rotblauen Zellen jeder Seite in die Verbindungslinie des betreffenden Paares eingestellt sein, was offenbar nicht geschieht.

Das auffallendste und für unsere Analyse ganz fundamental wichtige Beispiel aber liefert wiederum die Übergangsperiode vom vierzelligen zum achtzelligen Stadium. Als ich oben die Teilungsweise des ventralen Zellenpaares genauer schilderte, um daraus für die Dauerhaftigkeit der Beziehung zwischen Spindelstellung und schwesterlichem Kontakt ein Argument zu gewinnen, machte ich zwischen den beiden Zellen insofern einen Unterschied, als ich mich nur auf die untere von ihnen absolut berufen konnte, bei der oberen aber genötigt war, das Vorkommen seltener Ausnahmen zuzugeben. Nun wohl, die Ausnahmen, die ich beobachtet habe, drei an der Zahl, bestanden darin, daß die Spindel der oberen Zelle EMSt wie in der normalen Ontogenesis, und unter Preisgabe des „typischen" Verhältnisses zur Berührungsfläche, in die Horizontalebene eingestellt wurde! Einer von diesen drei Riesen — es war derjenige, der uns für den zweiten Entwickelungstypus als Paradigma diente — hatte vom Beginn seiner Furchung an unter Kontrolle gestanden, und ich wußte deshalb, daß die Teilung seiner Mittelzelle, obwohl ihre Spindel die (dem Ektoderm gegenüber) richtige Ebene aufgefunden hatte, doch innerhalb dieser Ebene keineswegs typisch war (Taf. III, Fig. 25 bis 27). Sie hätte programmgemäß mit der morphologischen Medianrichtung, die ich bei diesem Riesen aus dem bekannten Verwandtschaftsverhältnis der Ektodermzellen bestimmen konnte, zusammenfallen sollen; statt dessen bildete sie mit jener einen horizontalen Winkel von ungefähr 90°. — Die beiden anderen hierhergehörigen Riesen aber, deren genaue Vorgeschichte mir unbekannt geblieben war, ließen die Bestimmung der Medianebene nicht zu: so bleibt es ungewiß, ob etwa auch bei ihnen die Lage des aus der Mittelzelle hervorgegangenen horizontalen Paares zur Seite hin verschoben, oder aber in ihrer Beziehung zu den vom Ektoderm markierten Grundebenen des Keimes wirklich vollkommen typisch war (Taf. II, Fig. 13).

Nun könnte man geneigt sein, angesichts der ostentativen Sicherheit, mit der die Mehrzahl der Mitosen ihre typische Beziehung zur schwesterlichen Berührungsfläche aufrecht erhält, den Wert der hier aufgezählten Ausnahmen nicht allzu hoch einzuschätzen. Ich selbst habe ja in der Einleitung darauf hingewiesen, daß Riesenbildungen stets teratologisch sind, und daß man sich nicht wundern dürfe, wenn man sieht, daß irgend eine wahrhaft typische und gesetzliche Beziehung zwar bei dem größeren Teile der Riesen, aber doch nicht bei allen in Geltung steht. Unsere Ausnahmen würden dann als Folgeerscheinung krankhafter Zustände des mitotischen Apparates zu entschuldigen und von der Beweisführung einfach auszuschließen sein.

Allein mit dieser Einrede ist hier nichts getan. Diejenigen Riesen, an denen wir abweichende Mitosen aufgefunden haben, machen durchaus nicht den Eindruck, als wenn sie kränker wären, als die übrigen. War es doch gerade der auf Taf. II, Fig. 17 und 18 dargestellte Riese, der uns durch die außerordentliche Genauigkeit, mit der seine Zellen den typischen Teilungsrhythmus befolgt hatten, in Staunen versetzte. Und ganz besonders lehrreich ist, daß einer von den zuletzt genannten drei Riesen, bei denen die Spindel der Mittelzelle EMSt horizontal gerichtet lag, dem zweiten Typus der T-Riesenentwickelung angehörte: denn die Riesen dieser Kategorie, denen es durch Vorgänge sehr überraschender Art nachträglich gelingt, die normale Konfiguration fast völlig herzustellen, können offenbar — soweit von einem solchen Unterschiede überhaupt die Rede ist — höchstens gesünder sein, als ihre Genossen vom ersten Typus.

Demnach liegt die Sache so: das deskriptive Richtungsverhältnis einer Spindel zur Kontaktfläche der Schwesterzelle kehrt bei den T-Riesen zwar auffallend häufig wieder, aber bestimmt nicht immer.

Dann kann unsere Analyse hiermit noch nicht zu Ende sein. Wir müssen weiter versuchen, ob etwa eine Richtungsbeziehung sich aufdecken läßt, die für sämtliche Mitosen normaler Eier und gesunder T-Riesen gültig ist.

γ. Verhältnis der Spindel zur Zellgestalt.

1.

Nachdem wir weder in der ferneren Umgebung der Zelle noch in ihrer nächsten Nachbarschaft das von uns vermutete absolut konstante Richtungsmerkmal gefunden haben, untersuchen wir jetzt an dritter Stelle die Tragweite der deskriptiven Beziehung zwischen der Spindelrichtung der Zelle und ihrer eigenen Gestalt; ein Merkmal also, das zwischen außen und innen gleichsam die Grenze bildet, dennoch aber, da es wesentlich durch die Konfiguration der Umgebung bedingt wird, in physiologischem Zusammenhange der Umgebung zugezählt werden darf.

Die Zellgestalt hat uns schon früher beschäftigt. Als wir am Eingang dieses Kapitels Antwort auf die Frage suchten, ob die geregelte Teilungsrichtung ein aktiver oder passiver Vorgang sei, da ergab sich, daß die Zellgestalt auf keinen Fall als die unmittelbare, mechanische Ursache der typischen Spindelrichtung gelten kann. Natürlich aber schließt dieser Nachweis die Möglichkeit, daß die Form der Zelle sich in der Rolle eines orientierenden Reizes am Einstellungsvorgange beteilige, noch lange nicht aus. Ja, eine solche Vorstellung ist, physiologisch angesehen, sogar ganz wahrscheinlich. Die Zellgestalt besitzt ja in der normalen Ontogenesis alle Eigenschaften, deren ein Orientierungsmittel bedarf: sie ist erstens an jeder Zelle durch die besondere Stellung, Zahl und Form ihrer Flächen und Kanten nach verschiedenen Richtungen hin charakterisiert, und zweitens ist sie in allen Fällen typisch vorgeschrieben. Wenn nun der mitotische Apparat so eingerichtet wäre, daß er die Zelloberfläche — z. B. durch die Vermittelung der Strahlenfiguren — gleichsam „spürte", und auf den Reiz einer besonderen Konfiguration mit einer bestimmten, adäquaten Bewegung antworten müßte, so könnten wohl die Spindeln auf solche Art in die für jede vorgeschriebene Stellung geleitet werden.

Eins steht in dieser Angelegenheit allerdings ohne weiteres fest: daß nämlich auf keinen Fall die exakte Normalgestalt mit allen ihren Einzelheiten zur richtigen Einstellung der Spindeln erforderlich ist. Denn bei den meisten T-Riesen hat kaum eine einzige Zelle genau dieselbe Form wie in der normalen Entwickelung; und dennoch ist, wie der bisherige Gang unserer Analyse ergeben hat, zum mindesten bei einem guten Teile ihrer Mitosen die Spindelstellung eine „typische". Um an ein Beispiel zu erinnern: Die Zelle B des vierzelligen Stadiums hat bei T-Riesen stets abnorme Gestalt, nämlich eine Kontaktfläche weniger, als in der normalen Entwickelung; ihre Spindel aber liegt ausnahmelos, wie nach typischer Instruktion, horizontal und quer zur Medianebene. Die genaue, typisch detaillierte Zellgestalt kann also der orientierende Reiz nicht sein.

Das war ja aus physiologischen Gründen wohl auch gar nicht anzunehmen; es ist viel eher wahrscheinlich, daß nur die gröbere Form der Zelle in Frage kommt. Liefert dann vielleicht das Maßverhältnis der Zelldimensionen, die Lage der längsten oder kürzesten Achse den richtungsbestimmenden Reiz? — Auch dies ist — wenigstens für zwei prägnante Fälle — bereits widerlegt: Im Stadium II dürfen ja die Achsen beider Zellen, wie wir gesehen haben, durch Deformation beliebig verkürzt oder verlängert werden, ohne daß doch die typische Orientierung ihrer Spindeln darum verloren ginge.

Es gibt aber noch eine dritte Art, die Beziehung zwischen Spindelrichtung und Zellform aufzufassen: wenn nämlich unter „Zellgestalt" das Symmetrieverhältnis der Zelle verstanden wird.

Die weitaus größte Mehrzahl der ruhenden Zellen im Ascariskeim besitzt auf Grund der vorherrschend radiären Gruppierung einachsig-symmetrische Gestalt; die Symmetrieachsen ziehen vom Zentrum des ganzen Keimes peripherwärts durch den Schwerpunkt der betreffenden Zelle bis zum Mittelpunkt ihrer freien, gewölbten Außenfläche. Im besonderen kann — je nach der Zahl der vorhandenen Berührungsflächen — die axiale Symmetrie eine allseitige sein, z. B. bei den zwei ersten Furchungszellen; oder eine disymmetrische, — so bei den vier Blastomeren des rhombisch geordneten Stadium IV; oder endlich, und das gilt für beinahe alle oberflächlich gelegene Zellen der folgenden Stadien, eine mehr oder minder genau polysymmetrische. Es gibt ferner noch eine Anzahl ausgeprägt bilateraler Zellen innerhalb der ventralen Zellfamilie, und schließlich auch asymmetrische.

Nun wäre denkbar, daß der Richtungsreiz, dessen eine Mitose zu ihrer vorschriftsmäßigen Orientierung bedarf, weder in der genauen Normalform der Zelle, noch im Maßverhältnis der Dimensionen, sondern eben in der von beiden unabhängigen Symmetrie bestände. Insbesondere würde ein Reizmechanismus, der bedingt, daß die Spindel einer axialsymmetrischen Zelle sich allemal in die Richtung der Symmetrieachse einstellen muß, gleichviel ob diese Achse kürzer oder länger ist, als der quere Durchmesser, oder ob ihre relative Länge gar experimentell verändert wurde, physiologisch ziemlich leicht vorstellbar sein. Und fassen wir jetzt die deskriptive Beziehung zwischen Zellform und Spindelstellung im Sinne dieser Annahme auf, so wäre in der Tat die Teilungsweise einer Zelle, nämlich der unteren Zelle P_1 des zweizelligen Stadiums, für alle bekannt gewordenen Fälle vollständig erklärt.

Allein bei weiterer Umschau finden wir sofort, daß die Beziehung der Spindel zur Zellsymmetrie doch ebensowenig Anspruch auf allgemein beständige Gültigkeit besitzt, als die zu den übrigen Modalitäten der Zellgestalt. Denn schon in den Zellen EMSt und P_2 des nächstfolgenden Stadiums hat offenbar die Lage der Symmetrieachse nichts mit der Teilungsrichtung zu tun. Diese beiden Blastomere sehen bei den T-Riesen zwar sehr viel anders aus, als in der normalen Entwickelung, sind aber nichtsdestoweniger hier wie dort von einachsiger Symmetrie. Während jedoch ihre Teilungsspindeln normalerweise einen schiefen Winkel mit der Symmetrieachse bilden (Fig. R p. 69), treten sie bei T-Riesen fast ausnahmelos in die — hier vertikal gestellte — Symmetrieachse selber ein. Und Ähnliches gilt für andere Zellen der ventralen Zellfamilie.

2.

Nun aber ist folgendes bemerkenswert und auf den ersten Blick geeignet, unser schon fast abgeschlossenes Urteil über die physiologische Wertlosigkeit jeder Art von Zellgestalt für die Teilungsrichtung ins Wanken zu bringen: Vergleicht man die Klüftungsweise der oberen Familie, also der epithelial geordneten Nachkommenschaft der Ektodermzelle AB, unter normalen und abnormen Bedingungen, so findet man das Richtungsverhältnis der Mitosen zu den Symmetrieachsen überall gleich und unbedingt konstant. Sämtliche Familienglieder — mit zwei Ausnahmen — teilen sich nämlich normalerweise so, daß ihre Spindeln die Symmetrieachse rechtwinklig schneiden, das heißt, da alle Achsen radiär gerichtet sind, sie teilen sich „paratangential", parallel der Flächenrichtung des sich bildenden Epithels. Und dieses typische Verhältnis kehrt im primären Ektoderm der T-Riesen und anderer monströsen Keime mit ganz derselben Genauigkeit wieder, obwohl hier die Form der Zellen in Einzelheiten oft stark verändert ist. Z. B. hat die Zelle B des vierzelligen Stadiums, die in der normalen Entwickelung drei ebene Kontaktflächen trägt, bei T-Riesen nur zwei; im völlig isolierten Ektoderm unseres Dreifachzwillings (Taf. IV, Fig. 55 und 56) verblieb ihr gar nur eine einzige Berührungsfläche, und ihre sonst doppelte Symmetrie verwandelte sich in allseitige; aber die Spindeln wurden in jedem Falle ganz unbeirrt senkrecht zur Symmetrieachse eingestellt.

So könnte es denn scheinen, als ob in der Tat für die Spindeln des primären Ektoderms die Symmetrie der Zellgestalt einen Richtungsreiz von ausschlaggebender Bedeutung lieferte. Allein in Wirklichkeit ist das doch nicht der Fall. Denn wenn auch unleugbar eine kausale Verknüpfung zwischen Symmetrie und Spindelstellung in dieser Familie besteht, so handelt es sich doch, wie sich zeigen wird, nicht um die direkte Zuordnung von Reiz und Reaktion, sondern nur um einen ziemlich entfernten, durch mehrere Glieder vermittelten Zusammenhang.

Das erste von diesen Gliedern ist eine Erscheinung, über die ich an anderer Stelle (1901) ausführlich berichtet habe. Bei sämtlichen Zellen des Ascariskeimes wird nach Abschluß der Mitose und Herstellung der axial-symmetrischen Ruheform die Lage der Sphäre innerhalb des Zellkörpers — eventuell durch mehr oder minder weite Wanderung — derartig reguliert, daß die Sphäre distal vom Kern in die Symmetrieachse der

Zellform zu liegen kommt; d. h. in ruhenden Zellen fällt die „Formachse" mit der die Schwerpunkte des Kernes und der Sphäre enthaltenden „organischen Achse" zusammen. Diese Erscheinung ist nun keineswegs auf die Zellen normaler Embryonen beschränkt, sondern findet sich mit gleicher Zuverlässigkeit bei den T-Riesen, ja selbst bei völlig abnormen, sinnlosen Zellkonglomeraten, wie sie aus der Teilung stark pathologischer Riesenbildungen hervorgehen können. Es handelt sich also um eine gemeinsame, von morphologischer Bedeutung und spezieller Form ganz unabhängige Eigenschaft aller embryonalen Zellen von Ascaris.

An diese durchaus generelle Erscheinung schließt sich nun, als nächstes Glied, eine andere, die für den Gesamtkeim nur teilweise, für das uns hier beschäftigende primäre Ektoderm jedoch unter allen Umständen gilt. Auch diese zweite Tatsache ist bereits bekannt. Als in der Einleitung des Kapitels das deskriptiv-normale Verhältnis der Spindelstellungen zu den organischen Achsen erörtert wurde, hat sich der charakteristische Unterschied herausgestellt, daß die Spindeln der ektodermalen Zellfamilie — immer mit den erwähnten beiden Ausnahmen — die zugehörige organische Achse rechtwinklig schneiden, indem die Tochtersphären von ihrem Ruhepunkte aus symmetrisch auseinandergehen; während andererseits die ventrale Familie allerhand verschiedene Winkelverhältnisse bei ungleichmäßiger Wanderung der Centrosome erkennen läßt. Da nun im primären Ektoderm, wie überall, organische Achsen und Symmetrieachsen zusammenfallen, so ist für den Bereich der normalen Ontogenesis die auffallend konstante Beziehung der ektodermalen Spindeln zur Symmetrie schon jetzt erklärt.

Und nun kommt als letztes Glied der Ursachenkette eine Tatsache, die zwar an sich neu ist, die aber, da sie an schon mitgeteilte Dinge anknüpft, sich nunmehr von selbst ergibt. Es war hervorgehoben worden, daß die Ektodermzellen ihre Spindeln auch bei T-Riesen und überhaupt in jedem nur möglichen Begrenzungs- und Formzustande senkrecht zur Symmetrieachse orientieren. Nun sind auch in diesen abnormen Zuständen, wie uns bekannt ist, Symmetrieachsen und organische Achsen durchweg gleichbedeutend. So besteht denn offenbar die alles verbindende Tatsache einfach darin, daß die charakteristische Teilungsweise der normalen Ektodermzellen, das gleichmäßige Auseinandergehen der Tochterzentren und die zur organischen Achse senkrechte Spindel, auch unter abnormen Formverhältnissen erhalten bleibt. — Hierin unterscheiden sich die Ektodermzellen abermals von jenen Blastomeren der ventralen Zellfamilie, bei denen die Spindeln andere als rechte Winkel mit den organischen Achsen bilden, speziell von P_2 und EMSt. Denn diese beiden Zellen verändern, wie oben mitgeteilt wurde, in der T-Riesenentwickelung das normale Verhältnis ihrer Spindelstellung zur Achse ihrer Symmetrie; und wir wissen ja, daß dann zugleich die normale Beziehung zwischen Spindel und organischer Achse verloren geht. Allein dieser bemerkenswerte Unterschied in der Teilungsweise jener ventralen Blastomere auf der einen und fast des gesamten Ektoderms auf der anderen Seite erscheint uns bei genauerer Betrachtung beinahe selbstverständlich. Schon durch das Studium der deskriptiv-normalen Verhältnisse sahen wir uns zu dem Schlusse gedrängt, daß bei der Teilung der ventralen Zellen P_1, P_2 und EMSt kein kausaler Zusammenhang zwischen der Ruhelage des Centrosoms am distalen Ende der organischen Achse und der Teilungsrichtung bestehen könne: die Her-

stellung eines typischen, aber nicht senkrechten Winkelverhältnisses zwischen beiden durch geregelt ungleiche Wanderung der Centrosome schien physiologisch allzu kompliziert zu sein; ferner erwies sich die Bewegungsart der Tochtersphären nicht einmal für eine und dieselbe Zelle als konstant, und selbst die Ruhelage des Centrosoms fanden wir bei P_2 und EMSt variabel. Diese a priori gewonnene Vorstellung ist also jetzt, wenn es noch nötig war, durch das Verhalten derselben Zellen bei T-Riesen bestätigt worden. Dahingegen sahen wir keinen Grund zu bezweifeln, daß die unter allen Umständen quere Spindelstellung der Ektodermzellen wirklich die Folge der gleichmäßigen Wanderung ihrer Tochtersphärenpaare sei. Denn hier ist die Bewegungsart der Sphären erstens konstant, zweitens aber und vor allen Dingen: sie ist physiologisch das Einfachste und Natürlichste, was es geben kann, — diejenige Geschehensart, die allemal von selber eintreten muß, wenn auf die relative Geschwindigkeit der Tochterzentren gar keine besonderen Ursachen wirken. In der Tat begegnen wir dieser allgemeinsten Form der Zentrenbewegung und Spindelstellung ausnahmelos bei der Klüftung der völlig abnormen Riesengebilde, deren improvisierte Zellen natürlich auf nichts anderes eingerichtet sind, als eben auf Vermehrung schlechthin. Dann aber ist selbstverständlich, daß auch die Zellen des Ektoderms sich ihre primitive „paratangentiale“ Teilungsweise unter abnormen Bedingungen unverändert, — man könnte sagen: erst recht bewahren werden.

Somit ist diese Angelegenheit, die uns für einen Augenblick bedenklich machte, jetzt aufgeklärt. Die Symmetrie der Zellgestalt spielt in der Tat als Richtungsreiz eine Rolle; aber sie wirkt nicht auf die Spindel der in Teilung begriffenen Zelle, sondern lange vorher auf die axiale Einstellung des ruhenden Kernes und der Sphäre, — und zwar ganz gleichmäßig bei allen Zellen des Ascariskeimes. Und wenn im primären Ektoderm das so geschaffene feste Verhältnis zwischen organischer Achse und Zellsymmetrie eine gleichfalls konstante Beziehung zwischen Symmetrie und Spindel nach sich zieht, so beruht dies auf etwas Negativem, auf der Abwesenheit besonderer, die Spindel in ein anderes Winkelverhältnis überführender Faktoren, wie sie bei anderen Mitosen tätig sind.

Auf keinen Fall aber würde die typische Spindelstellung der ektodermalen Zellen durch jenen entfernten Zusammenhang mit der Symmetrie „erklärt“. Denn mit der Bestimmung, daß eine ektodermale Spindel sich quer zur Symmetrieachse ihrer Zelle orientieren muß, wäre ja nur eine Ebene zulässiger Spindelstellungen festgelegt; und um der Spindel die Auffindung der typischen Spezialrichtung innerhalb dieser Ebene zu ermöglichen, müßte allemal noch ein besonderer, bis jetzt unbekannt gebliebener Richtungsreiz vorhanden sein.

3.

Die Frage, ob die äußere Gestalt der Zellen den orientierenden Reiz für alle Teilungsrichtungen liefere, ist nunmehr endgültig gelöst. Die Antwort lautet durchaus verneinend. Und damit ist unsere letzte Hoffnung, außerhalb des Zellinneren den allgemeinen mitotischen Richtungsreiz aufzufinden, zu nichte geworden.

Unter solchen Umständen ist unserer Analyse folgender weitere Weg vorgezeichnet. Wir untersuchen, ob vielleicht eine bisher unbeachtete — weil schwer erkennbare — Beziehung der Spindelstellung zu inneren Richtungen der Zelle sich dadurch, daß sie

bei T-Riesen immer erhalten bleibt, als die gesuchte kausale und allgemeine Beziehung enthüllen werde. Mißglückt auch dieser letzte Versuch, so steht uns die unerfreuliche Wahl bevor, ob wir lieber an das Vorhandensein eines buntscheckigen Durcheinanders grundverschiedener Reizmechanismen glauben, oder aber das Problem des mitotischen Richtungsreizes als vorderhand unlösbar beiseite legen wollen. Ich verrate aber im voraus, daß uns diese ultima ratio erspart bleiben wird.

C. Spindelstellung und innere Richtungen.

I. Einführung.

Wie in den früheren Abschnitten des Kapitels wollen wir, ehe die eigentliche Analyse beginnt, uns klar zu machen suchen, wie denn ein innerer Reizmechanismus, der die typische Einstellung der Spindeln für alle Dimensionen garantiert, beschaffen sein müßte. Die Auseinandersetzung wird länger sein, als die früheren, aber sie ist unentbehrlich und geschieht, da wir diesmal zum Ziel gelangen, ja nicht umsonst.

1.

Zunächst eine wichtige Vorfrage. Wenn zwischen der regellos schwankenden jungen Spindel einerseits und dem „Zellinnern“ andererseits eine typisch orientierende Wechselwirkung sich vollziehen soll, so setzt dies natürlich voraus, daß in dem die Spindel umgebenden Zellprotoplasma zur Zeit der Einstellung irgend eine fest und typisch lokalisierte Differenzierung vorhanden ist. Dem Auge aber erscheint das Plasma der Furchungszellen weder axial noch bilateral noch sonstwie differenziert, sondern völlig isotrop. Und so stehen wir denn vor der Aufgabe, zu prüfen, ob die Spindel ein typisches Richtungsverhältnis zu etwas gänzlich Unsichtbarem beibehält, — ein Unternehmen von einer, wie man denken sollte, wahrhaft verzweifelten Schwierigkeit.

Allein das Vertrauen auf glücklichen Erfolg der Analyse gewinnt wieder Raum, sobald wir uns über die Herkunft der geforderten Differenzierung klar geworden sind. A priori wäre denkbar, daß sie erst dann, wenn sie gebraucht wird, also etwa zur Zeit der Mitose, sich innerhalb des Zellprotoplasma bildete, und daß vorher das Plasma der Zelle wirklich ein überall gleichartiges, isotropes Substanzgemisch wäre, wie es dem Auge erscheint. Aber das kann nach unseren bisherigen Ergebnissen bestimmt nicht sein. Es ist doch klar, daß ein nachträgliches typisch gerichtetes Differenziertwerden des isotrop gedachten Zellleibes wiederum die Mitwirkung irgendwelcher Orientierungsmittel, die bereits vorher typisch lokalisiert sind, voraussetzen würde. Wo aber fänden wir solche? Da offenbar irgend ein Faktor, der die Richtung der Plasmadifferenzierung typisch bestimmte, hierdurch zugleich zur späteren Spindelstellung in ein genau ebenso konstantes Verhältnis gelangen würde, als wenn er direkt auf die Spindelstellung selber wirkte, so gälte das ganze Protokoll, das wir über die unmittelbaren Ursachen der Spindelstellung bisher aufgenommen haben, hier Satz für Satz nocheinmal. Demzufolge kämen als allgemeines Orientierungsmittel für

eine neu zu bildende plasmatische Differenzierung weder die Form der Zelle, noch ihre Umgebung in weiterem und engerem Kreis, noch auch — nach den Angaben der deskriptiven Einleitung — Kern und Sphäre in Betracht. Das heißt aber nichts anderes, als daß die gesuchte Differenzierung überhaupt nicht neu auftreten kann. Also muß der differenzierte, typisch gerichtete Bau, der nach unserer Annahme zur Zeit der Spindeleinstellung im scheinbar isotropen Plasma jeder Zelle vorhanden ist, von der Geburt der Zelle an, als Erbteil von der Mutterzelle, bestanden haben.

Dieser Nachweis ist es, der uns die Möglichkeit verschafft, in eine spezielle Analyse der inneren Reizmechanismen einzutreten. Denn wenn auch für unser Auge ein angeborenes Gerichtetsein des die Spindel umschließenden Zellprotoplasma natürlich ebenso unsichtbar bleibt, als dies bei nachträglichem Auftreten der Fall gewesen sein würde, so bietet doch die unmittelbare Anknüpfung an die Geburt, d. h. an einen Zustand, in dem die Zelle typische innere Richtungen mit aller Deutlichkeit erkennen läßt, die Möglichkeit exakter Lagebestimmung.

Der Spindelanteil, der auf die junge Tochterzelle entfällt, samt Chromosomen, Sphäre und der das Plasma zum Teil durchdringenden Strahlenfigur markieren innerhalb der Zelle eine axiale Symmetrie. Und es ist klar, daß diese „primäre Achsenrichtung", wie wir sie künftig nennen wollen, zu einer angeborenen und typisch gelagerten, wenn auch unsichtbaren Differenzierung des Zellprotoplasma unter allen Umständen in einer konstanten räumlichen Beziehung stehen müßte. Denken wir uns die zur Orientierung der Spindel dienende Plasmastruktur z. B. als eine axiale, so könnte dieselbe mit der Primärachse zusammenfallen oder sie senkrecht schneiden oder irgend einen schiefen, aber typisch bemessenen Winkel mit ihr bilden. Oder, falls die Spindel von einer strukturell hervorgehobenen, durch den Mittelpunkt der Zelle gehenden Ebene geleitet würde, so gälte für deren geometrisches Verhältnis zur Primärachse entsprechendes. Und da man sich die Richtung der Primärachse auch dann noch, wenn die Strahlung schwindet und Kern und Sphäre ihren Platz verlassen haben, geometrisch im Inneren der Zelle fixiert denken kann, so müßte später zwischen ihr und der fertig eingestellten Spindel ein nicht minder einfaches Raumverhältnis zu Tage treten.

Nun aber wäre die Lage einer etwaigen Reizstruktur im Zellleib durch ihr Verhältnis zur Primärachse doch nur für zwei Spezialfälle komplet und eindeutig bestimmt, nämlich dann, wenn eine lineare Struktur mit der Achse zusammenfiele, oder eine flächenhafte zu ihr senkrecht stände. In allen sonstigen Fällen hätten wir durch die Kenntnis jener Beziehung nur geometrische Örter unendlich vieler möglichen Situationen festgelegt. Allein die Methode erlaubt zum Glück insofern eine durchgreifende Erweiterung, als es möglich ist, auch das primäre Gerichtetsein der Mutterzelle und selbst noch älterer Generationen mit in Rechnung zu ziehen. Da eine neugeborene Zelle einfach die Hälfte ihrer Mutterzelle ist, so gehen irgendwelche definierte und bis zum Schluß geometrisch festgehaltene innere Richtungen der Mutter bei der Geburt in den Besitz der Tochter über und vermehren daselbst die Zahl der bekannten, zur Raumbestimmung tauglichen Elemente. Fassen wir z. B. den Fall ins Auge, daß die Mitose, durch die eine bestimmte Zelle geboren wurde, quer zur primären Achse der Mutterzelle gerichtet war; dann bezeichneten

innerhalb der Mutterzelle Spindel und Primärachse eine Ebene, die von der Tochterzelle als ihrer Lage nach genau bekannte „primäre Sagittalebene“ übernommen wird; und sogleich erweitert sich die Möglichkeit, etwaige Richtungsstrukturen in dieser Tochterzelle räumlich festzulegen. Wir wären z. B. zur endgültigen Lokalisation einer axialen Struktur auch dann noch im stande, wenn dieselbe quer zur Primärachse gerichtet wäre: sie könnte sowohl innerhalb der übernommenen Sagittalebene als senkrecht zu ihr gelagert sein. Und je nach Bedarf würde man aus der jüngeren oder älteren Vorgeschichte der Zelle andere typisch festgelegte Richtungen in solcher Menge beziehen können, daß Aussicht auf die Möglichkeit besteht, sämtliche axialen oder flächenhaften Strukturen, deren die Hypothese bedarf, eindeutig zu lokalisieren. — Jede derartig bestimmte Raumbeziehung einer orientierenden Plasmastruktur zu „primären Richtungen“ hätte aber wiederum ein ebenso klares Verhältnis zwischen den primären Richtungen und der Spindel selber zur Folge.

So leuchtet denn ein, daß unsere Aufgabe, die deskriptiv-normale Beziehung der Spindelstellungen zu inneren Strukturen des Zellleibes auf ihre Konstanz zu prüfen, an der Unsichtbarkeit der plasmatischen Differenzierungen keineswegs zu scheitern braucht. Wir setzen an Stelle der dem Blick entzogenen Struktur das zwar nicht jederzeit und in toto sichtbare, aber doch aus bekannten Daten rekonstruierbare „primäre Gerichtetsein“; und analysieren das Verhältnis zwischen diesem und der Spindel. Wenn sich zeigt, daß die normale Raumbeziehung einer Spindel zu den primären Richtungen der betreffenden Zelle bei T-Riesen unverändert wiederkehrt, so ist zugleich das Verhältnis der Spindel zu irgend einer unsichtbaren plasmatischen Differenzierung konstant geblieben. Womit der Analyse ein Weg geebnet ist.

2.

In praxi freilich kann die Anwendung des Verfahrens unter Umständen schwierig sein. Denn seine unentbehrliche Voraussetzung, daß man die Lage der primären Richtungen einer Zelle zur Zeit ihrer Mitose auch wirklich kennt, ist keineswegs immer erfüllt, — nicht einmal für den Bereich der normalen Ontogenesis. Ja, wenn die Zellen samt und sonders von der Geburt bis zur Teilung in ihrer Situation verblieben, dann freilich ginge aus dem deskriptiven, ein für allemal festgestellten Teilungsplane ohne weiteres hervor, welchen Winkel irgend eine Spindel mit der Primärachse der eigenen oder einer vorausgegangenen Zelle bildete. Aber das gilt höchstens für einige Blastomere der früheren Stadien. Die Mehrzahl der Zellen erleidet typische und zwar zum Teil sehr ausgiebige Verschiebungen, wohl gar auch Drehungen, und da das primäre Gerichtetsein natürlich mit gedreht oder verschoben wird, so müßte bei der Rekonstruktion der primären Richtungen der Winkelwert der Gesamtbewegung auf das genaueste verrechnet werden. Aber das ist nun eben das Erschwerende, daß man Vorhandensein und Ausmaß solcher die primäre Richtung verändernden Bewegungen noch längst nicht immer kennt. Denn wenn wir auch über alle größeren, mit beträchtlicher Dislokation verbundenen Zellverschiebungen der regulären Entwickelung gut genug unterrichtet sind, so ist doch manchmal schwer zu sagen, ob eine gleitende Zelle sich während ihrer Wanderung dreht und wie sie sich dreht, und ob nicht gar solche Blastomere, die ihren Platz im Keimganzen überhaupt nicht ändern, trotzdem

einer passiven Drehung durch wandernde Nachbarinnen unterworfen sind. Die deskriptive Forschung hat diese Verhältnisse bisher ignoriert; so muß denn in der folgenden Analyse auf die entsprechende Vertiefung unserer Kenntnis einige Mühe und ziemlich viel Raum verwendet werden.

Noch sehr viel schwieriger aber stellt sich die Sache dar, wenn es sich um die Rekonstruktion primärer Richtungen an dem atypisch verlagerten Zellenmateriale der T-Riesen handelt; denn hier kommt das allererschwerendste Moment hinzu: die reichlich gebotene und in den höheren Stadien kaum mehr zu kontrollierende Möglichkeit atypischer Gleit- und Drehungsbewegungen. Wir werden darum, sobald über das Verhalten einer T-Riesenzelle nicht völlige Klarheit herrscht, auf anscheinend negative Ergebnisse nur geringes Gewicht legen dürfen. Und nur den positiven Fällen, in denen die typische Beziehung der Spindel zur primären Richtung nachweislich erhalten bleibt, erkennen wir volle Beweiskraft zu. Das Folgende wird zeigen, daß positive Fälle solcher Art — vor allem in den frühen, leicht und sicher zu überschauenden Entwickelungsstufen — in ganz genügender Menge vorhanden sind.

3.

Wird nun die Analyse der Teilungsrichtung mit Hilfe der hier angegebenen Methode fortgeführt, so verspricht sie sogar noch mehr, als nur die allgemeine Entscheidung, ob die typische Orientierung der Spindeln überhaupt von inneren Strukturen kausal abhängig sei: es werden sich auch über die speziellere Beschaffenheit der unsichtbaren Differenzierungen — wenn solche vorhanden sind —, vor allem über die äußerst wichtige Frage nach ihrer Herkunft wertvolle Informationen gewinnen lassen. Unser Leitstern bei den hierauf gerichteten Untersuchungen ist, wie immer, das Prinzip der Sparsamkeit.

Man könnte freilich zunächst auf den Gedanken kommen, gerade in diesem Falle sei von einer ökonomischen Stufenfolge verschiedener Möglichkeiten wohl kaum die Rede. Falls die Geschichte der T-Riesen in der Tat den Beweis erbringen wird, daß jede typisch gerichtete Spindel eine besondere, festliegende Struktur im zugehörigen Zellleib erforderlich macht: müßte dann nicht diese der Zelle angeborene Differenzierung überhaupt vom Anfang der Entwickelung an vorhanden gewesen sein? Die kausale Unabhängigkeit von der Umgebung gilt doch wohl, wie schon beim Rhythmus dargelegt wurde, nicht nur für die einzelne T-Riesenzelle, sondern für ihre gesamte, abnorm gelagerte Vorfahrenreihe bis herauf zum T-förmigen Vierzellenstadium, wohl gar zum Ei; auf keiner dieser Stufen könnte eine Einwirkung von außen her Veranlassung zur Ausbildung der typischen Reizstruktur gegeben haben. Wenn aber der unentwickelte Keim einmal mit einer solchen Masse präformierter und im Hinblick auf spätere Leistungen bereits typisch gerichteter Strukturen belastet werden muß — ist es dann in ökonomischer Hinsicht nicht ganz egal, ob diese Differenzierungen im einzelnen so oder so beschaffen und gerichtet waren?

Allein gar so hoffnungslos für den Komplikationsetat des Eies liegen die Dinge nicht, wenigstens nicht a priori. Sondern in zweierlei Hinsicht könnten sehr bedeutende Ersparnisse erzielbar sein. Erstens wäre möglich, daß nicht für jede einzelne Spindelstellung eine separate Richtungsstruktur im Eiplasma vorhanden wäre, sondern mehrere oder viele Mitosen ihre Direktion von einer gemeinsamen Strukturanlage aus er-

hielten, die anfangs vielleicht eine gerade Linie oder Fläche bildete und erst allmählich durch den Prozeß der Klüftung und geordneten Zellenverschiebung zersprengt, gebrochen, in ihren Teilen verdreht würde. Durch die genaue, generationenlang fortgeführte Kontrolle der primären Richtungen würde ein derartiger Zusammenhang, der offenbar das Ei in hohem Maße zu entlasten vermöchte, zu ermitteln sein.

Zweitens aber bietet sich noch eine andere, überaus ökonomische Möglichkeit. Es wäre denkbar, daß die Richtungsstrukturen nicht durchweg vom Ei her ererbt, sondern — wenigstens zum Teil — während des Entwickelungsverlaufs, und zwar durch bekannte interne, typisch gerichtete Prozesse de novo gebildet würden. Vor allem kämen hierfür die mitotischen Vorgänge selber in Betracht. Wenn die „primäre Achse" einer Zelle, nachdem Spindel und Strahlen zurückgebildet sind, für das Auge verschwindet, so könnte doch eine strukturell hervorgehobene Spur ihrer Lage im Plasma dauernd übrig bleiben; und es wäre möglich, daß die Spindel der Zelle von dieser „primär-axialen Differenzierung" den richtenden Reiz erhielte. Und ebenso wäre denkbar, daß von der Mutter- und Großmutterzelle auf gleiche Weise in sich selbst geschaffene Strukturen im Erbgang auf die Tochter übertragen würden, die dann bei ihrer Geburt ein ganzes System verschiedenartig gerichteter, typisch geordneter Differenzierungen und dadurch die Mittel erhielte, mannigfache typische Spindelstellungen herbeizuführen. Als letztes Ziel aber winkte die Möglichkeit, daß das ungeteilte Ei von präformierten Richtungsstrukturen gänzlich entlastet und statt dessen der fortschreitende Klüftungsprozeß als Lieferant aller benötigten Strukturen in Pflicht genommen würde. — Manchem Leser wird diese ganze Vorstellung freilich nicht sympathisch sein, und ich sage ja gar nicht, daß sie mir selber gefällt. Abgesehen davon, daß man derartiges noch nie gehört hat, spricht auch eine gewisse, der Hypothese anhaftende Überempfindlichkeit gegen sie: jede kleine Abweichung der Spindelstellung müßte sich ja bei folgenden Generationen in steigendem Maße schädlich geltend machen. Allein darauf kommt hier nichts an. Die Annahme nachträglicher Entstehung der Reizstrukturen durch ohnehin vorhandene, typisch gerichtete Vorgänge im Innern der Zelle wäre jedenfalls im höchsten Grade sparsam und muß daher, wenn unsere Analyse auf festem Grunde erbaut werden soll, mit allem Ernst erörtert werden.

II. Spindelstellung und innere Richtung am normalen Keim.

Nach Erledigung dieser ausgedehnten, aber unvermeidlichen Präliminarien wenden wir uns zunächst zu der Frage: Wie sind in der normalen Ontogenesis die Spindeln gegenüber den primären Richtungen orientiert?

Hiermit aber verknüpfen wir aus technischen Gründen sogleich noch weiteres. Da nämlich, wie oben dargelegt, jedes deskriptiv erkannte Verhältnis zwischen Spindel und primärem Gerichtetsein auf wirklich kausalem Zusammenhange beruhen könnte, eventuell auch die Möglichkeit besteht, die ursprüngliche Gemeinsamkeit zahlreicher Strukturen zu beweisen, so empfiehlt es sich, von Fall zu Fall in unmittelbarem Anschluß an den deskriptiven Befund die Frage nach den erforderlichen Reizmechanismen und ihrer Herkunft klarzustellen. Darum soll auch die größere oder geringere Einfachheit der Mechanismen in struktureller wie genetischer Hinsicht maßgebend für die Reihenfolge sein.

1.

Natürlich gibt es keine einfachere Möglichkeit, als die, daß eine Spindel in die Richtung der primären Achse selber zu liegen kommt. Bau und Entstehung der orientierenden Reizstruktur wären in diesem Falle höchst ökonomisch, und die Reaktionsweise der Spindel desgleichen. Nach dieser „rein axialen" Methode, die übrigens als „einreihige Zellvermehrung" bei fremden Geschöpfen oft einen bedeutenden Anteil an der Entwickelung nimmt, teilt sich z. B. die Zelle P_1 und einige andere.

2.

Aber die rein axiale Teilungsweise spielt doch im jungen Ascariskeim eine beschränkte Rolle. Fast immer sieht man die Spindeln mit den primären Achsen bestimmte, für die betreffende Zelle natürlich genau vorgeschriebene Winkel bilden. Und unter allen Möglichkeiten ist wohl die verbreitetste die, daß die Spindel zur primären Achse genau senkrecht steht. So z. B. bei der Zelle AB, ihren beiden Töchtern A und B, bei der Nachkommenschaft der Ektodermzelle a II (I Ar 1 nach meiner früheren Bezeichnung, vgl. 1896a Taf. IX, Fig. 44—48) durch drei Perioden hindurch, ferner bei den ersten Teilungen in der Schwanzzellen- und Darmgruppe, und manchen anderen. — Wie kann nun diese scharf markierte und anscheinend mit einer gewissen Vorliebe verwendete Beziehung zwischen Spindel und primärer Achse durch einen inneren Reizmechanismus vermittelt sein?

Zunächst ist wohl ohne viel physiologisches Bedenken die Annahme erlaubt, daß die betreffenden Spindeln auf den von der Achsenrichtung ausgehenden Reiz nicht mit Längs-, sondern mit Querstellung reagieren; oder auch, was auf das Gleiche hinauskommt, daß im Plasma der Zelle von der Ursprungsmitose her eine zur primären Achse senkrechte „Schichtung" zurückgeblieben ist, in deren Fläche die Spindel sich orientiert. Aber damit wären wir noch keineswegs am Ziele. Denn offenbar ständen wir wieder, wie schon mehrfach, der Tatsache gegenüber, daß die von uns angenommene Wechselwirkung nicht die endgültige Lage der Spindel, sondern nur eine Ebene möglicher Spindelstellungen gewährleistete.

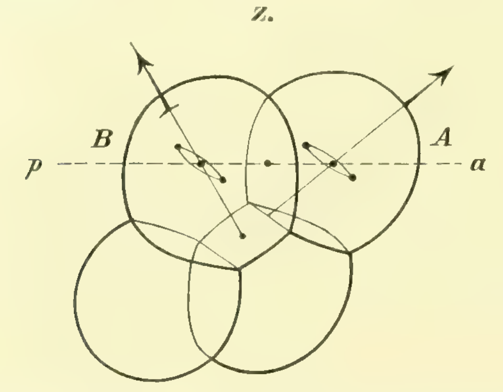
Nun wird bei allen den Spindeln, um die es sich hier handelt, die endgültige Orientierung innerhalb jener Ebene durch eine und dieselbe deskriptive Ortsbestimmung präzisiert: sie liegen nämlich sämtlich zugleich paratangential, denn sie gehören ausnahmelos solchen Zellen an, bei denen die Spindel auf Grund symmetrischer Bewegung der Tochtersphären quer zur organischen Achse gebildet wird. Hierin aber bietet sich, wie man leicht erkennt, eine willkommene Möglichkeit, mit sehr geringem Aufwand an Komplikation eine Erklärung aller dieser Spindelstellungen aufzufinden. Es steht bis jetzt der Annahme nichts im Weg, daß die paratangentiale Teilungsweise, obwohl auch sie immer nur eine Ebene von Möglichkeiten zu bestimmen vermag, ein physiologisch selbständiger, durch eigene Kausalität geregelter Vorgang ist. Denken wir uns nun die fraglichen Mitosen, z. B. die von A und B (Fig. Z p. 98) so eingerichtet, daß ihre Spindeln erstens paratangential gebildet werden, zweitens sich quer zur primären Achse stellen müssen, so erhalten zwei Ebenen Einfluß auf ihre Lage, die, wenn sie sich schneiden, in ihrer Schnittlinie die Stellung der Spindel eindeutig bestimmen. Und bis zum etwaigen Beweis des Gegenteils wird diese sehr

ökonomische Hypothese für alle hierher gehörigen, „quer-paratangentialen" Spindelstellungen zu acceptieren sein.

3.

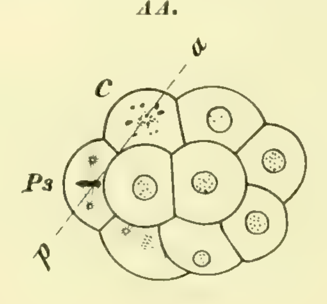
Nicht ganz so wohlfeil gelingt die Erklärung einer weiteren Art von Spindelrichtungen, die im Ascariskeim nach der zuletzt betrachteten wohl am verbreitetsten ist. Es handelt sich gleichsam um eine Übertragung der „einreihigen" Teilungsweise ins Sphärische. Viele paratangentiale Spindeln scheinen, wenn man senkrecht zur gewölbten Oberfläche des Embryo auf sie blickt, die Richtung der primären Achse — die von der Mitose der Mutterzelle her bekannt ist — ganz genau einzuhalten, während doch bei veränderter Betrachtung sogleich erkennbar wird, daß beide Richtungen miteinander einen nach innen offenen, je nach dem Wölbungsgrade des Epithels mehr oder minder stumpfen Winkel bilden. Dabei liegen die Spindel, die primäre Achse ihrer Zelle und, falls inzwischen keine seitlichen Verschiebungen vorgekommen sind, die Spindel der Mutterzelle sämtlich in einer Ebene, die auf der Wölbung der Gesamtoberfläche ungefähr senkrecht steht.

Z.



Stadium IV, von rechts, jedoch etwas schräg von hinten und oben gesehen. Die Pfeile bezeichnen die organischen Achsen von A und B; p . . . a, gemeinsame Primärachse der beiden Zellen.

AA.



Teilung von P_3. Nach z. Str. 1896a, Taf. V, Fig. 11c. p . . . a gemeinsame Primärachse von P_3 und C.

Wenn nun das betreffende Epithelstück sehr flach und demzufolge der Winkel, den eine Spindel mit der in gleicher Flucht gelegenen Mutterspindel bildet, ein sehr stumpfer oder fast gestreckter ist, so hält man eine besondere Untersuchung dieser „gleichsinnigen" Teilungsweise — wie wir sie nennen wollen — vielleicht für überflüssig. Man denkt, daß solche Spindeln ganz einfach, wie die von P_1, in die primäre Achse ihrer Zelle orientiert werden, und daß eine leichte, der Wölbung entsprechende und durch sie bewirkte Drehung oder Verbiegung der primären Achse für die geringe Winkeldifferenz verantwortlich sei. Allein es gibt in frühen Stadien der Ontogenesis Fälle solcher Teilungsweise, bei denen die relative Wölbung des Zellkomplexes doch zu stark, der Winkel, den Spindel und primäre Achse miteinander bilden, viel zu markiert ist, als daß man ihn für physiologisch bedeutungslos erklären dürfte.

Betrachten wir z. B. die Teilung der in der Medianebene gelegenen Keimbahnzelle P_3 (Fig. AA). Diese Zelle ist samt ihrer Schwester C aus einer genau medianen und zwar ursprüng-

lich horizontal gelagerten Mitose hervorgegangen. Noch während der Durchschnürung aber wurde das Schwesternpaar am kaudalen Ende des Embryo steil emporgerichtet und schließlich sogar — immer in der Medianrichtung — hakenförmig umgekippt. Diese ganze Lageveränderung war jedoch augenscheinlich eine gemeinsame; d. h. die Berührungsweise der beiden Schwesterzellen und das gegenseitige Verhältnis ihrer inneren Richtungen blieb trotz aller Bewegungen unverändert so, wie es sich bei der Geburt herausgebildet hatte. Dann muß offenbar auch die primäre Achse der Zelle P_3 zur Zeit ihrer eigenen Mitose immer noch in der zentralen Verbindungslinie beider Schwestern gelegen sein. In diese Richtung aber wird die Spindel unserer Zelle nicht eingestellt. Betrachtet man den Embryo von seiner Hinterseite, so sieht man zwar die Spindel in gleicher Flucht mit den primären Achsen der Schwesterzellen und scheinbar senkrecht zu deren gemeinsamer Kontaktfläche liegen. Im Profil aber (Fig. AA) erkennt man sofort die wahren Verhältnisse: die Spindel von P_3 liegt, wie ihre primäre Achse, genau median, aber zugleich paratangential und bildet darum mit der Achse einen Winkel, der bei der starken Wölbung dieses Bezirkes ein ganz erheblicher ist.

Wie muß nun die plasmatische Differenzierung der Zelle P_3 und anderer Blastomere von „paratangential-gleichsinniger" Teilungsweise beschaffen sein, damit sie befähigt werden, der Spindel zu ihrer typischen Einstellung den Weg zu weisen. Natürlich wird für die Einhaltung der Paratangentialebene wiederum, wie es bei Zellen dieser Kategorie ein für allemal geschieht, die Eigenschaft ihrer mitotischen Apparate, die Spindel quer zur organischen Achse auszubilden, verantwortlich gemacht. Aber für das eigentlich zu erklärende, die spezielle Richtung innerhalb der Paratangentialebene, kommen wir mit der Annahme einer primär-axialen oder zur Primärachse senkrechten Differenzierung, die bisher genügte, nicht mehr aus. Denn die Spindel wird hier weder in die primäre Achse, noch quer zu ihr, sondern in eine bestimmte, die Primärachse enthaltende Ebene eingestellt; und diese Ebene kann von seiten der beweglichen Spindel nur dann aufgefunden werden, wenn sie im Plasma durch irgend eine strukturelle, als Richtungsreiz dienende Besonderheit gekennzeichnet ist. Bei der Zelle P_3 handelt es sich um die Medianebene; also denken wir uns den Plasmaleib von P_3 zur Zeit der Mitose in der Richtung der Medianebene differenziert, die Spindel aber so eingerichtet, daß sie innerhalb dieser medianen Ebene ihre Stellung nimmt. Und Analoges gilt für die anderen Fälle.

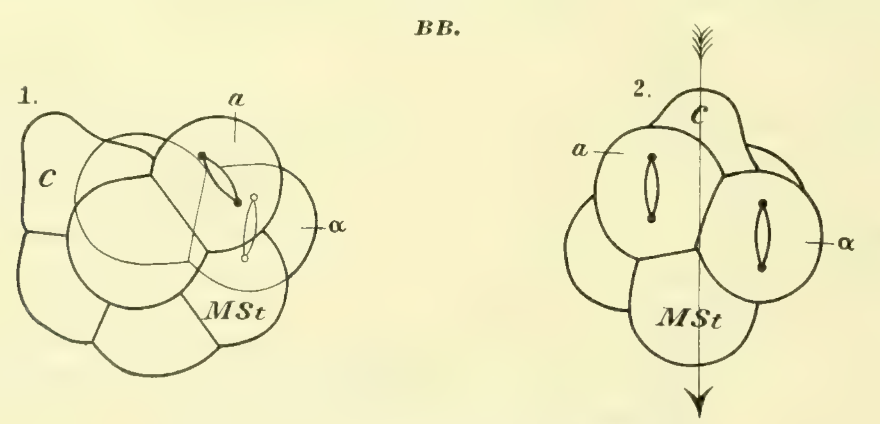
Woher aber stammt die strukturelle Auszeichnung der Medianebene oder einer sonstigen, radiär zum Keimganzen gelagerten Ebene im Plasmaleib dieser Zellen? Daß hier die verlangte Struktur nicht durch die vorausgegangene Mitose allein entstanden sein kann, ist evident. Dennoch bietet sich eine vielversprechende Möglichkeit, ihr Auftreten auf ohnehin vorhandene Geschehnisse im Innern der Zelle zurückzuführen. Jedes von diesen Blastomeren erleidet, wie wir wissen, in der zwischen ihrer Geburt und ihrer Mitose liegenden Zeit dadurch eine innere Veränderung, daß die organische Achse ihre primär-axiale Anfangslage verläßt, in einer gegen die äußere Oberfläche des Embryo gewendeten Bahn sich „aufrichtet" und endlich in der radiär gestellten Symmetrieachse der mittlerweile etablierten Zellgestalt zur Ruhe kommt. Nun wird durch zwei bekannte Richtungen: die primäre Achse einerseits und die endgültige Stellung der organischen Achse andererseits, die beide nicht zusammenfallen, innerhalb der Zelle — zunächst rein geometrisch — eine Ebene

bestimmt. Es wäre aber denkbar, daß dieser Ebene eine wirkliche Differenzierung des Zellleibes entspräche: sei es nun, daß die Endlage der organischen Achse ebenfalls im Protoplasma fixiert wird und in gemeinsamer Reiztätigkeit mit der Primärachse funktionell eine Ebene repräsentiert, oder sei es auch, daß die wandernde Sphäre von der im Plasma fixierten Primärachse aus eine Bahn hinter sich her zieht, deren Struktur und Richtung als Ebene sekundär auf den ganzen Zellleib übergreift.

Dann brauchte nur noch bewiesen zu werden, daß die an der jungen Zelle geschaffene, radiär zum Keimganzen gestellte Ebene auch wirklich mit derjenigen Ebene, worin später die Spindel der Zelle „gleichsinnig“ mit der Primärachse ihre Lage findet, identisch ist. Dies ist in vielen, vielleicht den meisten Fällen gleichsinniger Teilungsweise gewiß der Fall. Für die Keimbahnzelle P_3 ist wenigstens zweifellos, daß ihrem Plasma auf die hier erörterte Art eine Differenzierung verliehen würde, die in der Medianebene entsteht und darin verbleibt; und das ist genau dieselbe Ebene, deren strukturelle Kennzeichnung wir zur Erklärung der zugleich medianen und paratangentialen Spindelstellung dieser Zelle verlangen mußten.

4.

Stellt demnach auch die paratangential-gleichsinnige Teilungsart an das Komplikationsbudget, das wir so haushälterisch verwalten, doch nur bescheidene Ansprüche, so stoßen wir bei den folgenden zwei Mitosen zum ersten Male auf ernstliche Schwierigkeit. Es handelt sich um die beiden vorderen Ektodermzellen a und *α* im Stadium VIII.



Teilung von a und *α*. 1 von rechts; 2 von vorn.

Die Teilungsrichtung dieses Blastomerenpaares, das nach vollendeter Orientierung sich in eigentümlich windschiefer Situation befindet — die rechte Zelle ist bedeutend höher hinauf- und mehr in die Mittelebene eingerückt, als ihre Schwester —, scheint auf den ersten Blick durchaus irregulär. Betrachtet man den Keim von der Seite, so liegen die mitotischen Figuren von a und *α* schräg gekreuzt (Fig. BB, 1). Bei der Ansicht von vorne aber stellt sich die bemerkenswerte, schon früher erwähnte Tatsache heraus, daß in beiden Zellen die Spindel mit der organischen Achse einen schiefen Winkel bildet, also im Gegensatz zu allen übrigen Gliedern der primären Ektodermfamilie nicht paratangential gerichtet ist (Fig. BB 2).

Dennoch entdecken wir an diesen kapriziös gerichteten Figuren bei aufmerksamer Betrachtung sowohl von vorn als im Profil je eine, für unsere kausalen Bestrebungen sehr willkommene Regelmäßigkeit. Orientiert man einen völlig typischen Embryo — und nur von diesen soll zunächst die Rede sein — in solcher Weise, daß man genau von vorn auf die Richtung der durch die vier Ventralzellen festgehaltenen Medianebene blickt (Fig. BB 2), so wird die Lage der beiden Spindeln dieser Ebene parallel. Und in der Profilansicht (Fig. BB 1) fällt der nicht minder bedeutungsvolle Umstand bald ins Auge, daß beide Zellen ihre Spindeln genau parallel zu derjenigen Berührungsfläche gerichtet haben, mit der eine jede an die hintere Ektodermzelle der gleichen Körperseite grenzt.

Diese letztere, ungemein exakte, in morphologischer Hinsicht jedoch gänzlich unmotivierte Richtungsbeziehung machte mir schon bei meiner deskriptiven Untersuchung Kopfzerbrechen (1896 a. p. 44 f.). Da sie doch irgend einen Sinn haben mußte, so meinte ich damals, sie sei die Folge eines richtenden „Einflusses" jeder hinteren Zelle auf die Spindel der zugehörigen vorderen. An einen solchen Zusammenhang denke ich jetzt natürlich nicht mehr: nach der neuen Theorie, deren Komplikationsbedürfnisse wir hier vorweg besprechen, soll ja die Umgebung einer Zelle von der Kausalität ihrer Spindelstellung prinzipiell ausgeschlossen sein. Aber es gibt eine andere Deutung, die das eigentümliche Verhältnis besser und vor allem im Einklang mit unseren analytischen Ergebnissen auf folgende Art begreifen läßt. Wir nehmen an, daß bei der typischen Umordnung des ektodermalen Materials die Zellen a und α unter Aufgabe ihrer ursprünglichen Kontaktfläche aneinander gleiten, was eine gegenseitige Verwerfung ihrer (bei der Geburt natürlich homonomen) primären Richtungen zur Folge hat. Andrerseits aber soll jede von beiden Zellen diejenige Kontaktfläche, die sie mit der hinter ihr gelegenen Ektodermzelle der gleichen Seite bildet, während der Umordnung unverändert beibehalten — d. h. offenbar auch das angeborene Verhältnis ihrer primären Richtungen zu dieser Fläche. Wenn nun die Spindeln von a und α aus inneren Gründen in eine primär differenzierte Richtung eingestellt werden, die bei der Geburt zur hinteren Kontaktfläche parallel lag, so ist das Auftreten dieser selben geometrischen Beziehung zwischen der Spindel und der inzwischen total verschobenen Kontaktfläche — als etwas gleichsam Zufälliges — erklärt.

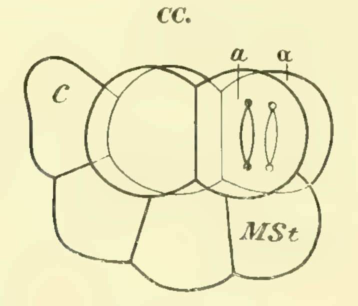
Hiernach geben uns die beiden Kontaktflächen a|b und $\alpha|\beta$ ein Mittel an die Hand, das Lageverhältnis der Spindeln von a und α zu den primären Richtungen dieser Blastomere für zwei Dimensionen auf indirektem Wege festzulegen, — vorausgesetzt natürlich, daß ihrerseits die räumliche Beziehung zwischen unseren Kontaktflächen und den primären Richtungen von a und α bestimmbar ist; diese Bedingung aber ist erfüllt. Denken wir uns, um Klarheit zu gewinnen, die gegenseitige Verschiebung des linken und des rechten Zellenpaares rückgängig gemacht, bis alle vier Ektodermzellen in ihrer horizontal-quadratischen Anfangsstellung eingetroffen sind (Fig. CC), so tritt die primäre Bedeutung der beiden Kontaktflächen sogleich zu Tage: sie fallen jetzt in eine und dieselbe Ebene und liegen genau transversal. Warum? — weil offenbar die gemeinsame Ebene nichts anderes ist, als die quergestellte, aus longitudinaler Mitose hervorgegangene Trennungsebene von A und B, den beiden Mutterzellen. Das Fazit unseres Verfahrens aber ist folgendes: Jede am

normalen Embryo durch a oder α gelegte, zu der entsprechenden hinteren Kontaktfläche parallele Ebene ist für die Zelle „primär transversal". Demnach liegen die Spindeln von a und α in einer primären Transversalebene ihrer Zelle.

Nun aber gestatten die beiden Spindeln zum Glück die Bestimmung ihrer primären Lage auch für die noch folgende dritte Dimension. Wir haben gehört, daß am typisch ausgeprägten Embryo die Spindeln von a und α parallel zur Medianebene oder „paramedian" liegen; da nun das linke Zellenpaar von der Orientierungsbewegung so gut wie gar nicht betroffen wird, die Zelle α am allerwenigsten, so kann zunächst die „paramediane" Lagebeziehung ihrer Spindel ohne weiteres als eine primäre behandelt werden. Danach ist die Situation dieser Spindel an unserem schematisch rektifizierten Embryo sowohl der Transversal- als auch der Medianebene parallel; d. h. die Spindel von α steht primär vertikal!

Nicht völlig so klar liegen die Dinge bei der Schwesterzelle. In unserem Schema Fig. CC haben wir allerdings das Ergebnis der hypothetischen Rückwärtsdrehung so darge-

CC.



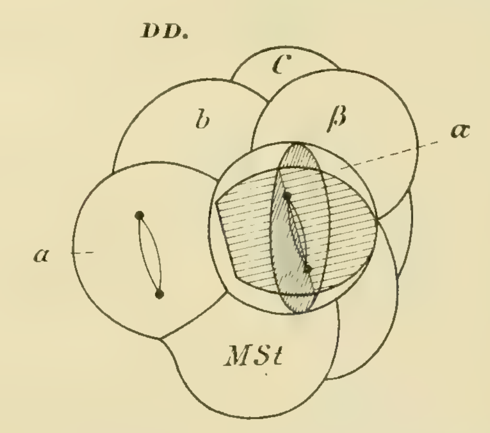
Darstellung eines hypothetischen Stadiums VIII mit quadratisch angeordnetem Ektoderm. Von rechts, jedoch ein wenig schräg von vorn.

stellt, daß die Spindel von a innerhalb der Transversalebene, in die sie notwendig gelangen mußte, der Medianebene parallel geblieben, d. h. ebenfalls vertikal geworden ist. Allein dieses Verfahren war willkürlich und für den Augenblick nur durch den Mangel besserer Kenntnis motiviert. Denn daß das rechte Zellenpaar im typischen Orientierungsprozesse, in dem es seine Stellung zum Ganzen wie zu den Nachbarzellen so gründlich ändert, nur gerade das ursprüngliche Winkelverhältnis seiner primären Richtungen zur Mittelebene genau bewahren soll, steht offenbar nicht ohne weiteres fest. Unser Schema hat also in diesem Punkte noch keinen Anspruch auf Zuverlässigkeit. Man wird nur auf Grund der deskriptiv paramedianen Spindellage der Zelle a und im Hinblick auf das Verhalten der Schwesterzelle behaupten dürfen, daß unsere schematische Rekonstruktion der primären Zustände wahrscheinlich ordnungsgemäß vollzogen sei.

Wir halten uns darum, bis weiteres Material zur sicheren Bestimmung jener Mitose beschafft worden ist, an die zweifellos und endgültig festgelegte vertikale Spindelstellung von α und werfen im Sinne unserer Hypothese die Frage auf: Wie muß das Plasma der Zelle α beschaffen sein, damit ihre Spindel die Möglichkeit gewinnt, die typisch vorgeschriebene Richtung aufzufinden. Da das Prinzip der paratangentialen Teilungsweise in diesem Falle nicht zu Hilfe kommt, die Plasmastruktur demnach für alle drei Dimensionen der Spindelstellung verantwortlich bleibt, so lautet die Antwort: im Zellleib von α muß die primäre Vertikalrichtung strukturell hervorgehoben sein. Das klingt

einfach, ist aber in Wirklichkeit, wenn man nämlich die Herkunft der geforderten Differenzierung in Rechnung zieht, bedenklich kompliziert. Die bisher angenommenen Arten plasmatischer Differenzierung waren in genetischer Hinsicht darum so ökonomisch, weil es immer möglich war, sie als direkte Folge bekannter Vorgänge bei und nach der Geburt der in Teilung begriffenen Zelle selber aufzufassen. Dies aber geht bei der geforderten primär-vertikalen Differenzierung von *α* nicht an.

Zunächst kommt für die Entstehung einer solchen Struktur in *α* die Aufrichtung der organischen Achse, die ja hier in einer zu den Hauptebenen schrägen Richtung vollzogen wird, überhaupt nicht in Frage. Ebensowenig aber reicht die Mitose, aus der *α* hervorging, dazu aus. Da die Spindel der Mutterzelle A bekanntlich horizontal und transversal gerichtet war, so vermochte sie der Zelle *α* eine Differenzierung aufzuprägen, die einerseits die quere Achsenrichtung der Mitose selbst, andrerseits die dazu senkrechte, der Medianebene parallele Ebene erkennbar werden ließ; in dieser „paramedianen" Ebene liegt die Spindel von *α* in der Tat. Um aber deren Stellung vollständig zu bestimmen, müßte im Zellleib mindestens noch ein Merkmal der Transversalebene, der die Spindel gleichfalls angehört,



Hypothetisches Stadium VIII mit quadratischem Ektoderm. Schräg von vorn, oben, links gesehen. In Zelle *α* ist die Paramedian- und die Transversalebene „horizontal" schraffiert, die erstere dichter.

vorhanden sein. Und es bleibt nichts übrig, als anzunehmen, daß die Zelle *α* die Differenzierung der Transversalebene, die sie notwendig braucht und doch nicht selbst zu beschaffen vermag, fix und fertig von ihrer Mutterzelle A bezogen habe; d. h., daß jene Differenzierung in A vor ihrer Mitose bereits enthalten war. Haben wir dieses wichtige Zugeständnis, das uns aus Gründen der Ökonomie nicht leicht fallen durfte, einmal gemacht, so finden wir in der Zelle A sogleich, was wir brauchen. A ging aus einer Mitose mit horizontal-medianer Spindelstellung hervor und konnte deshalb in statu nascendi eine Struktur empfangen haben, in der die Transversalebene kenntlich war. Wenn nun die Zelle diese Struktur bis zu ihrer Teilung behielt und über die Mitose hinaus auf *α* vererbte, so waren in *α* von Geburt an zwei senkrecht stehende und sich schneidende Ebenen (Fig. DD), die paramediane und die transversale, strukturell ausgezeichnet, und die vertikale Spindelstellung der Zelle ist erklärt.

Nun aber bietet das gewonnene Ergebnis zugleich ein Mittel dar, die Angelegenheit der Schwesterzelle a, deren Spindelstellung bisher nur für zwei Dimensionen — die primäre

Transversalebene — sicher bestimmt werden konnte, mit Aussicht auf Erfolg noch einmal in die Hand zu nehmen. Wir hatten aus der deskriptiv paramedianen Lage dieser Spindel deshalb nicht zuverlässig auf ihre primäre Richtung innerhalb der Transversalebene zu schließen vermocht, weil das rechte Zellenpaar seine ursprüngliche Situation im ganzen stark verändert hat und darum die Möglichkeit, ja fast Wahrscheinlichkeit nicht zu bestreiten ist, daß mit der ausgiebigen Schwenkung noch eine Achsendrehung des Paares in diesem oder jenem Sinne verbunden gewesen sei. Natürlich aber bleibt die Wahrscheinlichkeit einer solchen Drehung auf einen mäßigen Spielraum beschränkt. Daß das Zellenpaar sich um 180° oder auch nur um 90° um seine Längsachse gedreht haben sollte, wäre wiederum äußerst seltsam und unwahrscheinlich. Danach scheidet, wenn wir jetzt das Kriterium der genetischen Sparsamkeit auf alle überhaupt möglichen, d. h. innerhalb der primären Transversalebene gelegenen Spindelstellungen von a in Anwendung bringen, gerade die allereinfachste unbedingt aus: die horizontale. Läge die Spindel von a primär horizontal, so nähme sie ja genau die gleiche Stellung ein, wie die Spindel der Mutterzelle A, gehörte also zur Gruppe der rein axialen, die von allen am leichtesten zu erklären sind. Aber der Winkelabstand der deskriptiven, paramedianen Spindellage von der Horizontalrichtung ist viel zu groß: es würde gewaltsam sein, eine derartig starke Umwälzung des rechten Zellenpaares anzunehmen.

Dann aber gibt es nur noch eine Spindelstellung von relativer Einfachheit; nämlich eben die vertikale. Wäre die Primärlage der Spindel unter irgend einem Winkel schräg, so fände die dazu benötigte Struktur in keiner einzigen der vorausgegangenen Mitosen oder sonstigen Geschehnisse bis zur Teilung der Eizelle hinunter einen Daseinsgrund, und es müßte zugegeben werden, daß jene Struktur bereits im Eiplasma eigens für den Gebrauch unserer Spindel vorbereitet war. Nehmen wir aber an, die Spindel von a sei primär vertikal gerichtet, so gewinnt das Ganze außerordentlich an Einfachheit. Erstens nähme die zu fordernde Zellstruktur an derjenigen, verhältnismäßig einfachen Herleitung teil, die für die Zelle *α* durchgeführt werden konnte. Zweitens findet die Tatsache, daß an den völlig typischen Keimen die Spindel von a parallel zur Medianebene gerichtet ist, die ungezwungenste Erklärung.

Wir halten also bis zum etwaigen Beweise des Gegenteils an dem Satze fest, daß die scheinbar so irregulären Spindeln von a und *α* deskriptiv in der primär-vertikalen Richtung ihrer Zelle gelegen sind. Für unsere Hypothese der inneren Reizmechanismen bedeutet dieser Nachweis insofern eine erhebliche Belastung mit neuer Komplikation, als hier zum erstenmal die Möglichkeit gefordert wird, daß eine bestimmte angeborene Plasmastruktur von einer Zellgeneration auf die andere übergeht; — eine Vorstellung, deren Schwierigkeit wir in Anbetracht der strukturellen Revolution, die bei Gelegenheit der Mitose den ganzen Zellleib ergreift oder doch zu ergreifen scheint, nicht unterschätzen. Andrerseits aber fällt unverkennbar die bloße Tatsache, daß die alte Vertikalrichtung an zwei verschobenen Zellen im Stadium VIII wieder auftaucht, wo sie äußerlich gar nicht zum Ausdruck kommt und für die ontogenetischen Ziele in solcher Genauigkeit zwecklos ist, zu Gunsten kausaler innerer Richtungsbeziehungen nachdrücklich ins Gewicht.

5.

Unsere bisher fast über Erwarten bestätigte Hoffnung, daß die Komplikation, zu deren Annahme uns der noch zu erbringende Nachweis innerer Reizbeziehungen zwingen könnte, schließlich keine besonders große sein werde, wird dennoch durch folgendes enttäuscht.

Wenn man den Furchungsplan von Ascaris, besonders der oberen Zellfamilie, überblickt, begegnet man unter den paratangentialen Mitosen außer der Menge der gleichsinnig mit der primären Achse oder quer zu ihr gerichteten doch auch nicht wenigen, die den Eindruck machen, als wenn die Spindel in der Richtung der Paratangentialebene einen bestimmten schiefen Winkel mit der Primärachse bildete. Dieser Eindruck wird allemal durch die Lage der zugehörigen Schwesterzelle bedingt; man ist geneigt, die Verbindungslinie der Mittelpunkte zweier Schwesterzellen mit der Richtung ihrer beiden primären Achsen zu identifizieren.

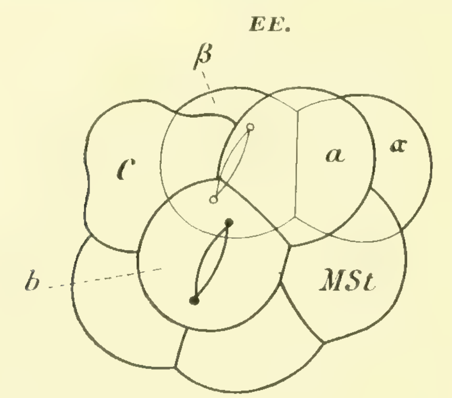
Allein die Klüftung von a und *α* hat uns schon gelehrt, wie unzuverlässig solche Art der Beurteilung ist. Auch diese beiden Schwestern stellen ihre Spindeln schief zu ihrer zentralen Verbindungslinie, aber darum doch nicht schief, sondern quer zu den primären Achsen; denn diese letzteren haben inzwischen, indem die Zellen sich gleitend aneinander vorbeibewegten, die anfängliche Koinzidenz mit jener Linie aufgegeben. Und was in diesem Falle gilt, kann auch in anderen geschehen sein. Ja, es besteht sogar eine gewisse Nötigung, aus ökonomischen Gründen der Hypothese, daß die zur primären Achse anscheinend schiefe Einstellung irgend welcher Spindeln durch gegenseitige Drehung der Schwesterzellen lediglich vorgetäuscht werde, immer dann den Vorzug zu geben, wenn über die etwaige Bewegungsart des betreffenden Zellenpaares nichts Sicheres zu ermitteln ist.

Nun gibt es aber eben gewisse in der Paratangentialebene schiefe Mitosen, die auch bei strenger Anwendung dieses Grundsatzes noch nicht gerade werden. Auf höheren Entwickelungsstufen des ektodermalen Epithels zeigt sich dessen mittlerer Bezirk von Zellverschiebungen nahezu frei. Unter anderen bleiben die beiden Schwesterzellen IA11*β*a und 11*β*b der 32zelligen Ektodermplatte durchaus da liegen, wo sie geboren sind (zur Strassen 1896 a. Taf. IX, Fig. 46—48, blaue Felder), und auch von ihren Nachbarinnen verändert ringsum nicht eine einzige nachträglich ihren Ort oder ihr Kontaktverhältnis mit unseren Schwesterzellen. So besteht denn nicht der geringste Grund, warum die beiden Zellen oder eine von ihnen sich etwa verschoben oder gedreht haben sollte. Dennoch produziert die rechte von ihnen, IA11*β*b, eine zur zentralen Verbindungslinie des Paares, d. h. zu ihrer primären Achse innerhalb der Paratangentialebene stark geneigte Spindelstellung (l. c. p. 77, Taf. VII, Fig. 30b).

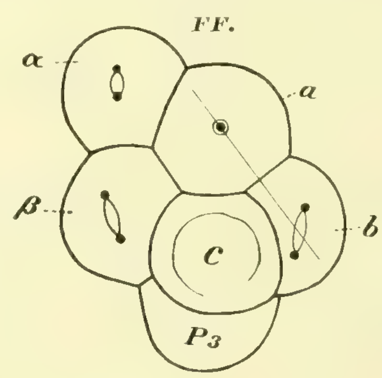
Soweit es sich um normal-deskriptive Interessen handelt, kann die Mitose von IA11*β*b für die Existenz „schiefer“ Spindelstellungen, wie wir sie kurz nennen wollen, als beweisend gelten. Da aber alle die deskriptiven Feststellungen dieses Abschnittes nur Material für die kommende ungleich wichtigere Untersuchung der T-Riesen bereitzustellen bestimmt sind, so nützt uns doch gerade dieser deskriptiv so klare Fall nicht viel. Denn es ist leider so gut wie hoffnungslos, im 32zelligen Ektoderm eines T-Riesen irgend eine bestimmte Zelle

herausfinden und die Beständigkeit oder Veränderlichkeit des typischen Verhältnisses ihrer Spindel zum primären Gerichtetsein beurteilen zu wollen.

Zum Glücke gibt es schiefe Paratangential-Mitosen, die einer einwandfreien Beurteilung zugänglich sind, auch auf einer sehr frühen, im vollen Bereich der Analyse liegenden Entwickelungsstufe. Es handelt sich um b und β, die beiden hinteren Ektodermzellen des achtzelligen Stadiums, die vorhin als Begleiterinnen von a und α vielfach erwähnt worden sind. Diese zwei Schwesterzellen liegen zwar in der Zeit von ihrer Geburt bis zur Teilung keineswegs stille, sondern rücken um eine ganze Zellbreite voneinander ab, und die rechte sinkt obendrein beträchtlich ventralwärts. Aber wir sind nichtsdestoweniger über die definitive Lage ihrer primären Achsen mit einer fast vollkommenen Sicherheit informiert. Wie wir vorhin sahen, bewahrt jede vordere Ektodermzelle durch den ganzen Verschiebungsprozeß hindurch ihre ursprüngliche Kontaktfläche an der betreffenden hinteren. Dann aber ist beinahe sicher, daß auch die hintere Zelle einer jeden Seite sich nicht etwa gegen ihre vordere Cousine vordreht, sondern beharrlich die Front gegen sie beibehält und



Stadium VIII, rechte Seite, doch etwas schräg von oben gesehen.



Stadium VIII, von oben in der Spindelrichtung der Zelle a gesehen. Die primäre Paramedianebene der rechten Ektodermzellen erscheint als Linie.

so die ganze Wanderung in fester Verbindung mit ihr zurücklegt. Also gilt natürlich, was vorhin für a und α festgestellt wurde, auch hier: in jeder hinteren Ektodermzelle bleibt das angeborene parallele Stellungsverhältnis zwischen den primären Richtungen und der vorderen Kontaktfläche bis zur Mitose konstant, und irgend eine geometrisch einfache Beziehung der Spindel zu jenen inneren Richtungen müßte, wie bei a und α, eine entsprechende Beziehung auch zur Kontaktfläche nach sich ziehen.

Von solcher Einfachheit des räumlichen Verhältnisses zwischen Spindel und Kontaktfläche aber ist bei b und β keine Rede. Die beiden Spindeln liegen, wenn man den Keim im Profil betrachtet, jener Berührungsfläche nicht parallel, sondern bilden mit ihr sehr deutlich schiefe Winkel, links obendrein einen anderen als rechts (Fig. EE). Und, was besonders merkwürdig ist, die Differenz der beiden Winkel zwischen je einer Spindel und Kontaktfläche macht gerade so viel aus, als die Drehungsdifferenz des linken und rechten Zellenpaares, so daß die Spindeln trotz alledem links und rechts in fast genau gleichgerichteter Lage gefunden werden. — Wenn demnach die Spindeln von b und β nicht, wie die ihrer vorderen Verwandten, der primären Transversalebene an-

gehören, so zeigt die Betrachtung des Embryo von der Rückenseite, daß sie ebensowenig innerhalb der Paramedianebene gelegen sind. Denn blickt man eine der rückwärtigen Ektodermzellen genau in der Spindelrichtung der zugehörigen vorderen an, wobei sowohl die Kontaktfläche als die gemeinsame Paramedianebene des betreffenden Paares als Linien erscheinen, so steht allemal die hintere Spindel zu beiden Ebenen geneigt (Fig. FF).

Unter diesen Umständen kommt für b und β eine transversal-paramediane Struktur, die bei a und α die Spindelstellung gewährleistete, natürlich gar nicht in Frage. Aber auch die einfachen Reizmechanismen, die früher für andere paratangential gerichtete Mitosen erdacht werden konnten, sind hier nicht anwendbar. Erstens steht ja die Spindel nicht quer zur Primärachse, wie bei der „paratangential-quergestellten“ Teilungsart. Und zweitens kann diejenige Ebene, die im Verein mit der Paratangentialebene die endgültige Spindellage entscheidet, nicht — wie bei den „gleichsinnigen“ Mitosen — durch die Aufrichtung der organischen Achse innerhalb der Zelle bestimmt worden sein; denn in beiden Zellen, besonders zweifellos bei β, ist die Achsenwanderung in einer fast genau transversalen, sicher aber nicht, wie doch verlangt werden müßte, in einer stark geneigten Ebene vor sich gegangen. — Nun wäre an sich die Annahme vielleicht erlaubt, die Spindeln unserer beiden Zellen stellten sich auf Grund einer besonderen, komplizierten Reaktionsfähigkeit immer geneigt zur primären Achse, und zwar genau unter dem der Zelle vorgeschriebenen Winkel; so daß durch diese Bestimmung, wie in den früher analysierten Fällen von paratangentialer Teilung, zunächst eine Fläche von Möglichkeiten festgelegt wäre: diesmal der Mantel eines Doppelkegels, der die primäre Achse symmetrisch umgibt. Aber das hülfe uns nicht viel. Denn während die Ebene, die der Spindel bei senkrechter oder gleichsinniger Stellung zur Primärachse angewiesen ist, genügt, um im Verein mit dem Prinzipe der paratangentialen Teilungsweise die Lage der Spindel im Raum endgültig zu entscheiden, schnitte die Paratangentialebene aus unserem Doppelkegel zulässiger Spindelstellungen allemal zwei Richtungen heraus, von denen doch nur eine die wirklich typische ist. So bedürften wir zur Entscheidung der drohenden Stichwahl einer weiteren Differenzierung, etwa in der Transversal- oder Paramedianebene, auf deren Reiz die Spindel wieder mit besonderen Winkelstellungen reagieren müßte. Und dadurch wächst die benötigte Gesamtkomplikation so bedenklich an, daß es wohl keine Belastung mehr, sondern Ersparnis bedeutet, wenn wir kurzerhand annehmen, das Plasma der Zellen b und β sei eben von Geburt an in einer der Spindelrichtung entsprechenden, also alle primären Hauptrichtungen unter bestimmten schiefen Winkeln schneidenden Ebene differenziert; und diese Struktur sei vom Ei aus durch alle Generationsfolgen auf unsere Zellen übergegangen.

Dieses Zugeständnis, das unsere ökonomische Hoffnung, womöglich alle für die Teilungsrichtung erforderlichen Plasmastrukturen während der Klüftung und durch sie entstehen lassen zu können, zunichte macht, und nun zum ersten Male das Eiprotoplasma selber in Anspruch nimmt, würde nur für eine geringe Zahl von Mitosen nötig sein: außer für b und β vermutlich noch bei jener schiefen Mitose im vorgeschrittenen primären Ektoderm, und vielleicht für wenige andere. Bei der weitaus größeren Majorität gelangen in physiologischer, besonders genetischer Hinsicht viel anspruchslosere Methoden, wie die der rein axialen, der gleichsinnigen, der quer-paratangentialen Spindelstellung zur Anwendung, und es ist gar

nicht zu verkennen, daß diese systematische Bevorzugung der einfachsten Teilungsarten nachdrücklich für die Richtigkeit der Annahme innerer Reizmechanismen spricht. Aber andrerseits wirkt doch die Notwendigkeit, für einige Zellen einen so hohen Komplikationsbetrag zuzugeben, verstimmend gegen unsere Hypothese. Und wir empfinden jetzt, wo es zu spät ist, noch einmal mit besonderer Lebhaftigkeit, wie viel bequemer es — für Ascaris und für uns — gewesen wäre, wenn die Umstände erlaubt hätten, die ohnehin typisch geordnete Umgebung der sich teilenden Zelle als Lieferantin des orientierenden Reizes in Anspruch zu nehmen.

Wie dem auch sei: die Geschichte der T-Riesen birgt die Entscheidung. Wenn sich herausstellt, daß das deskriptiv-normale Verhältnis der Spindeln zu den primären Richtungen der betreffenden Zelle unter allen Umständen erhalten bleibt, so ist der Beweis, daß eben dieses Verhältnis das einzig kausale ist, trotz alledem erbracht. — Wir prüfen jetzt nacheinander die vier verschiedenen Abarten innerer Richtungsbeziehungen auf ihre Beständigkeit.

III. Spindelstellung und primäre Richtung bei T-Riesen.

A. Rein axiale Teilungsweise.

Von den nicht zahlreichen Fällen rein axialer Spindelstellung, die mir aus der früheren Entwickelung von Ascaris bekannt sind, kommen gerade die deskriptiv am leichtesten erkennbaren für unsere Analyse zunächst nicht in Betracht. Die augenscheinlich axiale Teilung der unteren Furchungskugel P_1 im zweizelligen Stadium deshalb nicht, weil diese Mitose noch vor der Schwelle jener Ereignisse liegt, die einen Ascariskeim eventuell zum T-Riesen stempeln, und so an der kausal-analytischen Verwertbarkeit derselben keinen Anteil hat. Doch ist uns von früher (p. 78) wenigstens erinnerlich, daß die typisch vertikale Spindelstellung von P_1 durch künstliche Modifikation der Zellgestalt nicht beeinträchtigt wird, — immerhin ein positives Argument für die ursächliche Bedeutung des typisch-axialen Richtungsverhältnisses, dem kein negatives gegenüber steht. — Andrerseits gehören einige anscheinend axiale Mitosen, die in der Klüftung des Mesoderms, der Schlundanlage etc. zu beobachten sind, einer zu späten Entwickelungsstufe an, als daß ihre genaue Kontrolle an T-Riesen noch möglich wäre.

Dafür enthält die allergünstigste Periode: der Übergang vom Stadium IV zu VIII, zwei schöne Fälle rein axialer Teilungsweise, die, einmal als solche erkannt, für unsre ganze Beweisführung von entscheidender Bedeutung sind, — freilich aber zuvor ihrem deskriptiven Wesen nach mit einiger Sorgfalt enthüllt werden müssen.

P_2.

Wie verhält sich eigentlich die Spindel der Zelle P_2, dieser im Ascariskeim wahrhaft schicksalbestimmenden Furchungskugel, normalerweise zu ihrer primären Achse? Davon ist bisher noch keine Rede gewesen.

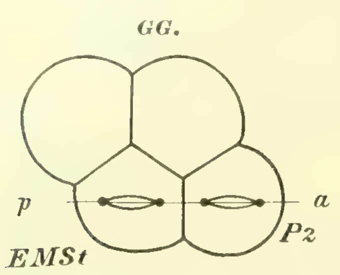
In der normalen Ontogenesis liegt die Spindel unserer Zelle median und horizontal (Fig. S, p. 70). Die Spindel der Mutterzelle P_1 aber stand vertikal, ebenso natürlich auch die primäre Achse von P_2 bei ihrer Geburt. Hieraus würde sich sehr einfach ergeben, daß die Spindelstellung unserer Zelle senkrecht zur Richtung ihrer Primärachse erfolgt — wenn nur nicht zwischen Geburt und Teilung die Lage von P_2 durch den berühmten Orientierungsprozeß, der das vierzellige T zum Rhombus verwandelt, so radikal verändert worden wäre. Das Einschreiten dieses Vorganges aber bewirkt, daß wir nach Herstellung des endgültigen Arrangements über die nunmehrige Situation der Primärachse von P_2 nichts wissen; wenigstens nicht, so lange die spezielle Bewegungsart der wandernden Zelle nicht völlig klar vor unseren Augen liegt. A priori könnte ja P_2 an ihrer oberen Schwester, der Mittelzelle EMSt, entlang geglitten sein, die gegenseitige Berührungsfläche in jedem Augenblick verschiebend, aber in ihrer Haltung sich selbst parallel (wie ein Ballon vor dem Winde schräg in die Höhe steigt), so daß sie mit unverrückt senkrechter Primärachse in ihre Stellung gelangte. Oder ihre Bewegungsart könnte eine rollende sein, wobei der Kontaktbereich an beiden Nachbarzellen gleichmäßig um je ein Viertel des Zellumfanges vorgerückt, die primäre Achse von P_2 aber schließlich auf den Kopf gestellt würde; oder eine Kombination von Rollen und Gleiten; oder eine rutschende, indem P_2 ihre eigene Kontaktfläche zwar beibehielte, auf dieser aber, wie auf einer Sohle, an der Wölbung ihrer Schwester dahin führe; — eine Reihe von Möglichkeiten, von denen jede ihre besonderen Konsequenzen für die Fortbewegung und endliche Stellung der primären Achse in sich schließt.

Ich habe jedoch bei früherer Gelegenheit (1901 p. 8) die Gründe angegeben, warum ich glaube, daß die Bewegungsart der wandernden Zelle keiner der hier genannten Methoden folgt. Der Orientierungsprozeß des Vierzellenstadiums darf überhaupt, so sehr auch die kaudalwärts gerichtete „Wanderung" der untersten Zelle äußerlich in den Vordergrund tritt, gar nicht als eine Privatangelegenheit dieser Zelle behandelt werden. Vielmehr lehrt die Betrachtung äußerer wie innerer Momente, daß an der Neuordnung auch die Mittelzelle EMSt — sei es nun aktiv oder passiv — eigenen Anteil nimmt. Ohne ihren Standort merklich zu verändern, erfährt sie doch gleichzeitig und gleichsinnig mit der Wanderung der unteren Zelle eine entsprechende Drehung um sich selbst. Infolgedessen bleibt das Kontaktverhältnis beider Schwesterzellen unverändert; der Orientierungsprozeß stellt sich als gemeinsame Viertelschwenkung zweier fest verbundenen Zellen dar.

Nun hat die Gemeinsamkeit der Bewegung von P_2 und EMSt für die Beurteilung ihres inneren Gerichtetseins eine wichtige, uns schon von früher her (p. 101) bekannte Folge: das bei der Geburt zutage tretende Verhältnis der beiderseitigen Primärachsen zur schwesterlichen Kontaktfläche bleibt konstant. Damit aber sind uns die Mittel in die Hand gegeben, die uns beschäftigende Frage, wie im rhombischen Vierzellenstadium die primäre Achse der Zelle P_2 gelagert sei, mit Sicherheit zu entscheiden.

Bei der Geburt lag die Kontaktfläche der Schwestern horizontal, ihre primären Achsen standen senkrecht, wie die Spindel der Mutterzelle. Indem nun bei der gemeinsamen Viertelschwenkung des Paares die Berührungsfläche allmählich in transversale, die Längsrichtung des Embryo rechtwinklig schneidende Lage übergeht, gelangt die primäre Achse von

P_2, die ihre anfänglich lotrechte Stellung zu der sich verschiebenden Fläche nie verliert, in die Längsrichtung selber. In die Längsrichtung aber, median und horizontal, wird auch die Spindel unserer Zelle eingestellt. Folglich fallen hier Spindelstellung und Primärachse zusammen; die Zelle P_2 befolgt in der normalen Ontogenesis die rein axiale Teilungsweise (Fig. GG).



Rhombisches Stadium IV von links. p—a gemeinsame Primärachse des ventralen Paares.

Die deskriptiv geordnete Angelegenheit unserer Furchungszelle auch nach der analytischen Seite hin zu erledigen, ist nun nicht mehr schwer. Wir wissen ja längst, daß bei den T-Riesen die Spindel der Zelle P_2 ohne jede Ausnahme vertikal gerichtet ist. Was bedeutet das? Da die Schwenkung des unteren Zellenpaares bei T-Riesen unterbleibt, oder doch nach einem mißglückten Versuche rückgängig gemacht wird, so liegt die schwesterliche Berührungsfläche zur Zeit der Teilung, wie bei der Geburt, horizontal. Das heißt: die Primärachse der Zelle P_2 steht vertikal; und ihre Spindel fällt bei T-Riesen, wie in der typischen Ontogenesis, mit der primären Achse zusammen.

EMSt.

1.

Was über das deskriptiv-normale Verhältnis der Spindel von P_2 zur zugehörigen Primärachse festgestellt wurde, gilt offenbar — wegen der Gemeinsamkeit der Orientierungsbewegung — in vollem Umfang auch für ihre Schwester, die Mittelzelle. Auch in dieser muß die primäre Achse nach Herstellung des rhombischen Arrangements immer noch senkrecht zu der schwesterlichen Berührungsfläche stehen (Fig. GG); d. h., da die Fläche inzwischen transversal geworden ist, die Primärachse von EMSt liegt in der regulären Entwickelung median und horizontal — wie die Spindel. Also fällt auch hier die Spindelrichtung normalerweise in die primäre Achse.

Und wie verhält sich die Zelle EMSt bei den T-Riesen? Es ist das interessanteste und dankbarste Problem aus dem ganzen Kapitel der Teilungsrichtungen, das uns jetzt entgegentritt, — freilich wohl auch das schwierigste.

Ja, wenn weiter nichts aufzuklären wäre, als der uns von früher her bekannte Umstand, daß bei den meisten T-Riesen die Spindel der Mittelzelle vertikal gerichtet ist, so könnten die Akten über unseren Fall sehr bald geschlossen werden. Es scheint ja so klar zu sein: Da die rechtwinklige Schwenkung des ventralen Zellenpaares bei T-Riesen unterbleibt, so kommt auch die sonst damit verbundene Vierteldrehung der Mittelzelle in Wegfall, ihre primäre Achse behält bis zur nächsten Klüftungszeit die ursprünglich vertikale Lage bei. Stellt sich nunmehr ihre Spindel gleichfalls vertikal, so tritt darin das typische Verhältnis zutage: Spindel und primäre Achse fallen zusammen, quod erat demonstrandum.

Allein das Problematische liegt eben darin, daß die Zelle EMSt die straffe Zuverlässigkeit, mit der ihre Schwester das typische Verhältnis zwischen Spindel und Primärachse auch

in den veränderten Bedingungen der T-Riesenentwickelung reproduziert, durchaus vermissen läßt. Unter den paar Dutzend überhaupt beobachteter Fälle fand sich (vgl. p. 86) die bedenklich hohe Anzahl von drei eklatanten Ausnahmen. Dreimal wurde die Spindel von EMSt in die Horizontalebene eingestellt, wie es sonst für die reguläre Entwickelung typisch ist. Ob freilich innerhalb dieser Ebene auch die vorschriftsmäßig mediane Richtung eingehalten wurde, war in zwei von den Ausnahmefällen nicht zu erkennen; im dritten stand zweifellos die horizontale Spindel atypischerweise quer zur Medianebene. Nun haben wir schon oben (p. 87) mit Bestimmtheit erklärt, daß diese drei Ausnahmefälle nicht etwa als krankhafte, durch ein Versagen des typischen Reizmechanismus verschuldete Abnormität beiseite geschoben werden dürfen: die Riesen, um die es sich handelt, erschienen eben so gesund, als andere, der dritte sogar sehr gesund. Auch war ja nicht eine beliebige, sinnlose Spindelrichtung an die Stelle der zur schwesterlichen Kontaktfläche typischen getreten, sondern in allen drei Fällen eine ganz bestimmte, mit Entschiedenheit ausgeprägte, die obendrein gleichfalls Anspruch auf das Prädikat „typisch", wenn auch in anderem Sinne, erheben konnte.

Demnach liegt unsere Angelegenheit jetzt so: es muß sich beweisen lassen, daß bei den T-Riesen unter gewissen Umständen die primäre Achse der Mittelzelle in diejenige Richtung gelangt, in der die Spindeln der drei Ausnahmeriesen gelegen sind, d. h. in horizontale und — mindestens zuweilen — zur Medianebene senkrechte. Wenn dieser Beweis nicht glückt, oder gar sich zeigen sollte, daß die Primärachse von EMSt auf keinerlei Weise in die betreffenden Situationen geraten kann, so hat eben die Primärachse mit der Kausalität dieser Spindelstellungen trotz alles günstigen Anscheines nichts zu tun; dann war unsre Hoffnung, in den inneren Richtungsbeziehungen die Zauberformel zu finden, die alle Widersprüche löst, eine trügerische.

2.

Versuchen wir zunächst, diejenige Eigenschaft aufzuklären, die allen drei Fällen sicher gemeinsam ist, die Einstellung der Spindel in die Horizontale.

Wenn hier die deskriptive Beziehung zwischen Spindel und Primärachse noch gelten soll, so muß in der Zwischenzeit die Zelle EMSt mit ihrem inneren Gerichtetsein eine Vierteldrehung ausgeführt haben, die ihre anfangs vertikale Primärachse in die Horizontalebene brachte; obwohl doch an dieser Bewegung die untere Schwester, die in der typischen Ontogenesis mit EMSt fest verbunden bleibt und gemeinsam wandert, keinen Anteil nimmt. Wie kann man das begreifen?

Der Gedanke, daß EMSt ohne die Begleitung ihrer Schwester sich gedreht haben sollte, erscheint wohl auf den ersten Blick sonderbar, weil man geneigt ist, der Zelle P_2, deren Schicksal äußerlich so sehr in den Vordergrund tritt, die aktive Rolle zuzuschreiben und anzunehmen, daß die Mittelzelle nur passiv von der anderen mit herumgedreht würde; dann gäbe es natürlich ohne Fortbewegung der Lokomotive P_2 auch keine Drehung der Mittelzelle. Allein zu einer solchen Verteilung der physiologischen Rollen haben wir gar kein Recht. Im Gegenteil: genaue Betrachtung lebender Vierzellenstadien, besonders von

Riesen und solchen normalen Eiern, deren obere Furchungszelle in der Klüftung zurückgeblieben ist, bringt uns zu der Überzeugung, daß der Orientierungsprozeß eine aktive Leistung der sich streckenden, krümmenden und endlich sich drehenden Mittelzelle sei, wenigstens in seinem ersten Teile; während gerade die „Wanderzelle" P_2 passiv von jener herumgetragen wird (zur Strassen 1896 a. p. 34).

Hierdurch ändert sich die Sachlage: eine selbständige, ohne Beteiligung ihrer Schwester vollzogene Vierteldrehung der Zelle EMSt, wie wir sie brauchen, rückt in den Bereich der Möglichkeit. Worauf es jetzt noch ankommt, ist nur die Frage, wie fest wir uns die Kontaktverbindung zwischen beiden Zellen zu denken haben, und ob die Drehungsenergie der Mittelzelle ausreicht, den Widerstand, den die Kontaktstelle einer seitlichen Verschiebung entgegensetzen könnte, zu überwinden. Ist dieser Widerstand nicht zu groß, so steht der Annahme nichts im Wege, daß EMSt ihre programmgemäße Drehung zur Ausführung bringt, auch wenn ihre Schwester durch mechanische Hemmung am Mitkommen verhindert ist; P_2 würde von der sich drehenden Mittelzelle gleichsam abgestreift. Wenn aber umgekehrt die Dauerhaftigkeit der primären Berührungsstelle größer ist, als die Drehungsenergie von EMSt, so hält die mechanisch festgehaltene Zelle P_2 ihrerseits die Mittelzelle fest, und deren Drehung muß unterbleiben. — Nun ist uns jedoch das normale gegenseitige Größenverhältnis der beiden Faktoren leider völlig unbekannt, denn eine Konkurrenz zwischen ihnen, wie sie bei T-Riesen stattfindet, fehlt in der typischen Ontogenesis. Wir sehen nur, daß in der normalen Entwickelung die schwesterliche Kontaktverbindung hinreichend haltbar ist, um während des Transportes aus einer Stellung in die andere nicht nachzugeben; und daß ebenso die Drehungskraft von EMSt für ihre normale, nicht schwierige Aufgabe genügt. Was aber geschehen würde, wenn man im stande wäre, die unterste Zelle eines in Orientierung begriffenen normalen und fraglos kerngesunden Vierzellenstadiums festzuhalten: ob dann die Mittelzelle ebenfalls in der momentanen Stellung verharren, oder ob sie sich von ihrer Schwester losreißen und dennoch drehen würde, das wissen wir nicht. — Jedoch betrachten wir als gewiß, daß je nach dem typischen Größenverhältnis der beiden ausschlaggebenden Faktoren entweder das eine oder das andere in sämtlichen Fällen geschehen müßte.

Unter solchen Umständen stehen wir bei den T-Riesen, wo zwischen den zwei Faktoren mit einem Male ein Kampf beginnt, der ihren latenten Rangunterschied ans Licht bringen muß, beiden Möglichkeiten des Ausganges zunächst ganz unparteiisch gegenüber: horizontale wie vertikale Endstellung der Primärachse von EMSt würde uns a priori gleich verständlich sein. Und so gelangen wir jetzt zu einer veränderten Fassung des uns beschäftigenden Problems. Wir fragen nicht länger, wie eine selbständige Vierteldrehung der Mittelzelle überhaupt möglich sei, sondern, wie es kommt, daß wir in der Geschichte der T-Riesen beiden Spindelstellungen begegnet sind, also von unserem Standpunkte aus annehmen müssen, daß EMSt sich in einigen Fällen quand même gedreht, in anderen die dazu nötige Energie nicht gefunden habe.

Darin aber liegt keine besondere Schwierigkeit. Riesen sind, wie in der Einleitung hervorgehoben wurde, immer verdächtig, krank zu sein. Je tiefer die Schädigung ging, die mit der Entstehung eines Riesen — sei es als Ursache oder Wirkung — verbunden war, desto größer wird die Wahrscheinlichkeit, daß in der Entwickelung des Riesen ein oder

das andere typische Geschehnis gleichsam verkümmert wiederkehren oder gar völlig ausfallen werde; und zwar droht den normalen Ereignissen im allgemeinen um so eher der Untergang, je komplizierter sie sind. Wenn wir also, um das divergente Verhalten der Zelle EMSt bei T-Riesen aufzuklären, nichts weiter brauchen, als ein physiologisches Minus, die Schwächung oder den Ausfall eines normalen Gestaltungsfaktors, so steht einer solchen Annahme nichts im Weg. Hierzu aber bietet sich uns sogar eine doppelte Möglichkeit. Wir könnten uns erstens vorstellen, die drei Ausnahmeriesen mit horizontaler Spindel der Mittelzelle litten an einer ganz besonderen, pathologischen Schwäche der Kontaktverbindung P_2|EMSt, so daß bei ihnen die Drehungsenergie von EMSt, ohne größer zu sein als bei den übrigen, abnormerweise die Oberhand gewinnt. Zweitens aber ist die Annahme erlaubt — und aus verschiedenen Gründen wahrscheinlicher —, daß gerade unsere Ausnahmen die gesünderen Riesen sind, bei denen der Drehungsmechanismus der Mittelzelle seine volle Leistungsfähigkeit oder wenigstens noch sein Übergewicht über den Widerstand des schwesterlichen Kontaktverhältnisses bewahrt; während dieser selbe Widerstand bei dem minder gesunden Gros der T-Riesen genügt, den Drehungsversuch, für den nur unzureichende Kräfte zu Gebote stehen, total zu vereiteln.

Wie dem auch sei, jedenfalls ist die Möglichkeit, ja sogar die Wahrscheinlichkeit dargetan, daß EMSt bei einem Teil der T-Riesen ihre ursprüngliche Stellung mit vertikaler Primärachse bis zur Mitose beibehält, in anderen Fällen jedoch eine Vierteldrehung erleidet, die ihre Primärachse, wie in der normalen Ontogenesis, in die Horizontalebene überführt. Und damit kommen wir dem erstrebten Ziele, alle bei den T-Riesen beobachteten Spindelrichtungen von EMSt als mit der primären Achse zusammenfallend darzustellen, um einen guten Schritt näher: die drei Ausnahmeriesen, die auf den ersten Blick mit unserer Hypothese fast unvereinbar schienen, machen insofern, als ihre Spindeln in die Horizontalebene orientiert wurden, schon keine Schwierigkeit mehr.

3.

Allein wir vergessen nicht, daß wir die Aufgabe, die uns hier gesetzt ist, bisher nur zu einem Teile bewältigt haben. Es ist noch nicht aufgeklärt, wie es geschehen kann, daß bei T-Riesen die Spindel der Mittelzelle zwar — im Einklang mit der typischen Vorschrift — horizontal gelegen ist, innerhalb der Horizontalebene jedoch annähernd einen rechten Winkel mit der morphologischen Medianebene bildet, mit der sie zusammenfallen sollte.

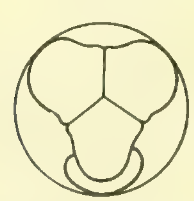
Von den drei in Betracht kommenden Riesen ließen zwei eine Bestimmung ihrer Medianebene überhaupt nicht zu. Wir würden uns also, was diese beiden betrifft, bei der jedenfalls nicht widerlegbaren Annahme beruhigen können, daß ihre Spindelstellung eine absolut normale gewesen sei. Ganz zweifellos aber war die Regelwidrigkeit der horizontalen Mitose bei dem dritten Riesen. Und dieser eine sichere Fall verlöre, selbst wenn er wirklich vollkommen isoliert stehen sollte, doch nichts von seiner ausschlaggebenden Wichtigkeit. Denn wie ich schon früher hervorhob, war gerade dieser T-Riese der gesündeste und lebenskräftigste, den ich überhaupt gesehen habe, und wenn es irgend eine typische Be-

ziehung bei den T-Riesen gibt, so würde dieser eine der erste sein, bei dem sie zu erwarten wäre. Unter solchen Umständen steht und fällt die hier geprüfte Hypothese mit der Möglichkeit, auch für diese seitliche Abweichung der Spindel einen nach Richtung und Ausmaß entsprechenden Drehungsvorgang der Mittelzelle und ihrer primären Achse nachzuweisen.

Von irgend einer seitwärts aus der Medianebene heraus gerichteten Bewegung der Mittelzelle ist bisher in dieser Schrift keine Rede gewesen. Wie auch in den deskriptiven Darstellungen der meisten Autoren jede Andeutung über einen derartigen Vorgang fehlt. Und wenn es wahr wäre, daß in der normalen Entwickelung Bewegungen dieser Art einfach nicht vorhanden sind, so würde es überflüssig sein, bei T-Riesen danach suchen zu wollen; denn zu atypischen Gleit- oder Drehbewegungen, wie sie in höheren Stadien durch mechanische Wechselwirkung der abnorm gelagerten Elemente vielfach geschehen müssen, fehlt der Zelle EMSt — und gerade hierdurch wird sie für unsere Analyse so bedeutungsvoll — jeder Grund und jede Gelegenheit.

Ich habe jedoch bereits in meiner deskriptiven Ascarisarbeit (1896a p. 34) betont, daß die normale Schwenkung vom vierzelligen T zum Rhombus, obwohl ihr Anfang und ihr Ende in der gleichen Ebene, nämlich der Medianebene gelegen sind, dennoch keineswegs immer in dieser selben Ebene vollzogen wird. Vielmehr tritt zu allermeist die Bewegung gleich in ihrem ersten Stadium rechtwinklig aus der T-Ebene heraus. Die Mittelzelle streckt und krümmt sich also zunächst nicht kaudalwärts, sondern zur Seite hin, ihre Schwester P_2 in der gleichen Richtung vor sich her schiebend (Fig. HH). Da nun das untere Zellenpaar, wie wir wissen, endlich doch wieder in der Medianebene liegt, so muß natürlich der Betrag der seitlichen Abweichung durch eine spätere Rückkehrbewegung kompensiert werden. Dies geschieht zu einer ungemein variablen Zeit. Zuweilen fast unmittelbar nach dem Beginn des Orientierungsvorganges; dann vollzieht sich die Schwenkung in der Hauptsache wirklich innerhalb der Medianebene. Am häufigsten tritt die Rückkehr zur Mediane ungefähr in der Mitte des Prozesses ein, so daß P_2 einen kurzen bogenförmigen Umweg über die eine Flanke beschreibt. Gar nicht selten aber macht sich der Ausgleich nicht eher geltend, als bis die Seitwärtsbewegung den Wert einer fast vollständigen Vierteldrehung erreicht hat, die vier Zellen vorübergehend ein Tetraëder bilden, und eine horizontale Drehung über 90° nötig wird, um das ventrale Zellenpaar in die Medianebene zurückzuführen.

HH.



Normales Stadium IV während der Orientierung, von der Seite gesehen. Nach dem Leben.

Man erkennt sogleich, wie außerordentlich die Lage durch diese Präzisierung des deskriptiven Verhaltens zugunsten unsrer Hypothese verändert wird. Nehmen wir an, der problematische T-Riese mit der horizontalen, aber quergestellten Spindel gehöre zu der letzten Kategorie; seine Mittelzelle habe sich also nach der Seite hin um ein volles Viertel gedreht: so lag nach dem Abschlusse dieser Bewegung die Primärachse der gedrehten

Zelle horizontal und quer zur Mittelebene, d. h. in derjenigen Stellung, in der nachher die Spindel gebildet wurde.

Aber damit wäre das Problem noch immer nicht ganz gelöst. Wir wissen jetzt, daß die Primärachse von EMSt in diejenige Situation, die wir brauchen, normalerweise oft gerät, und also auch bei unserem Riesen auf Grund normaler Mechanismen gelangen konnte. Allein die quer-horizontale Achsenstellung ist in der typischen Ontogenesis doch etwas vorübergehendes, sie wird ohne Pause in die längs-horizontale umgewandelt. Und man sieht nicht ohne weiteres ein, warum denn der Musterriese mitten in der vorschriftsmäßig begonnenen Drehbewegung Halt gemacht und sich den Rest geschenkt haben sollte. — Um diese auffällige Unterlassungssünde zu entschuldigen, erinnere ich abermals daran, daß bei den T-Riesen jeder typische Einzelvorgang der Gefahr pathologischer Veränderung unterliegt, und daß die so bedingten Ausfälle in unkontrollierbarer Willkür für sich allein oder mit andern zusammen auftreten können. Nun legt die eigentümlich ungeregelte Art, in der die seitliche und die kaudalwärts gerichtete Schwenkung des T-Stammes ineinandergreifen, wohl den Gedanken nahe, daß die Gesamtdislokation, wie sie sich geometrisch in zwei Komponenten zerlegen läßt, auch physiologisch kein einheitliches Geschehnis sei; sondern jeder Bestandteil durch einen eigenen, vom anderen ganz unabhängigen Drehungsmechanismus vollzogen werde. Und diese Vermutung wird unsere spätere Analyse bestätigen. Da nun offenbar von zwei gesonderten Mechanismen, die für die komplete Umlagerung der Zelle EMSt normalerweise in Gebrauch genommen werden, bei Riesen der eine gesund, der andere krankhaft verändert sein könnte, so gewinnt die Möglichkeit Raum, daß irgend ein T-Riese den ersten, seitwärts gerichteten Teil der Gesamtdrehung tadellos vollendet, beim zweiten aber matt und unsicher ist, oder ganz versagt. Und unser Musterriese könnte in solcher Lage gewesen sein. — Übrigens lag ja die inkriminierte Spindel nur annähernd quer zur Mittelebene; in Wirklichkeit war sie um einen geringen Winkel seitlich gegen jene verdreht; so daß die Zelle EMSt den horizontalen Teil ihres Bewegungspensums hier wenigstens begonnen haben mochte.

Betrachten wir jetzt, nachdem die Möglichkeit dessen, was wir vom Standpunkte unserer Hypothese aus fordern mußten, so klar vor Augen liegt, noch einmal die Vorgeschichte unseres Riesen, so gibt auch diese Zeugnis davon, daß seine Mittelzelle die von uns als möglich vorausgesetzten Schicksale in Wirklichkeit erlitten hat. Die Zelle benahm sich, wie wir uns erinnern, zur Zeit des Orientierungsversuches sehr auffällig. Sie krümmte sich wesentlich stärker, als es die frühzeitig ins Stocken geratene Gesamtschwenkung bedingt hätte, so daß der T-Stamm förmlich durchgebogen wurde (Taf. III, Fig. 21). Und als die Ruheperiode begann, wurde die Form unserer Zelle nicht regelmäßig monaxon, wie es sonst bei T-Riesen geschieht, sondern sie behielt eine einseitige, weit vorspringende Wölbung bei, was sie einer normal orientierten Mittelzelle nicht unähnlich erscheinen ließ (Fig. 22, 23). Aus diesen ungewöhnlichen Vorgängen ist zunächst mit größter Wahrscheinlichkeit zu entnehmen, daß hier die vorschriftsmäßige Vierteldrehung der Mittelzelle, ohne Rücksicht auf das Zurückbleiben ihrer Schwester P_2, sich in der Tat vollzogen hatte. Allein die stärkste Wölbung der Zelle befand sich nicht, wie es für den normalen Rhombus gilt, genau am Vorderende, sondern viel weiter linksseitig neben der Medianebene! So bleibt denn wohl kein Zweifel, daß die Mittelzelle unseres Riesen

sich um volle 90° von links nach rechts und gleichzeitig ein wenig kaudalwärts gedreht hatte; daß folglich ihre Primärachse horizontal und annähernd quer zur Medianebene gerichtet war und in dieser Situation verblieb. In genau die gleiche Richtung wurde darauf die Spindel eingestellt.

4.

Somit haben wir, denke ich, den Nachweis erbracht, daß bei den T-Riesen die Spindelrichtung der Zelle EMSt in sämtlichen überhaupt beobachteten Fällen mit der Primärachse übereinstimmt, sich also genau so verhält, wie in der normalen Entwickelung.

Dieser Nachweis ist darum so ganz besonders bedeutungsvoll, weil EMSt mit ihrer scheinbar kapriziösen Teilungsweise — führt sie uns doch ihre Spindel in nicht weniger als drei verschiedenen und zueinander senkrechten Stellungen vor —, aller bisherigen Versuche, sie auf irgend eine Richtungsbeziehung festzulegen, gespottet hat. Die übrigen in Betracht kommenden Blastomere, z. B. auch die Schwesterzelle P_2, stellen hierin der Analyse weit minder günstige Bedingungen. Bei diesen Zellen kehrt in der T-Riesengeschichte allemal das eine oder andere normal-deskriptive Richtungsverhältnis zu Punkten der Umgebung regelmäßig wieder; so behält P_2 die deskriptive senkrechte Beziehung ihrer Spindel zur schwesterlichen Kontaktfläche neben derjenigen zur Primärachse unter allen Umständen bei. Und unsere Analyse war darauf angewiesen, durch den Nachweis der allgemeinen, für alle Mitosen gültigen Beständigkeit innerer Richtungsbeziehungen die Wahrscheinlichkeit ihres kausalen Vorranges darzutun. Die Mittelzelle EMSt aber bewahrt weder zu ihrer Schwester P_2, noch zu den Ektodermzellen, noch auch zu ihrer äußeren Gestalt, — das heißt zur Gesamtheit der die Zelle rings umgebenden, geordneten und als mögliche Reizlieferanten etwa in Frage kommenden Gebilde — irgend ein konstantes Verhältnis ihrer Spindelstellung: einzig und allein nur zu ihrem eigenen inneren Gerichtetsein. **Dann aber ist gewiß, daß auch nur dieses, und zwar die im Zellleib fixiert gedachte Primärachse, den orientierenden Reiz für alle Spindelstellungen unserer Zelle liefern kann.**

Hieran reiht sich weiter Schluß an Schluß. Wenn von der primären Achsenrichtung, wie erwiesen ist, ein orientierender Reiz ausgeht, so muß sich diese Richtung innerhalb des plasmatischen Zellleibes durch irgend eine strukturelle Differenzierung unterscheiden; und es steht der ökonomischen Annahme nichts im Wege, daß die primär-axiale Plasmastruktur bei der Geburt der Zelle durch die Lage der damaligen Spindel hervorgebracht worden sei. Von einer solchen Struktur sieht man aber zur Zeit der neuen Mitose nichts; vielmehr erscheint das Zellprotoplasma, nachdem die primäre, bei der Geburt übernommene Strahlung verschwunden ist und Kern und Sphäre außerhalb der Primärachse eine neue Stellung eingenommen haben, dem Auge durchaus isotrop. Also lernen wir aus der Teilungsgeschichte von EMSt mit positiver Sicherheit, daß das homogen aussehende Protoplasma der Ascariszellen typisch gerichtete Strukturen enthalten kann. Und damit gewinnen wir für künftige Annahmen, bei denen es sich um noch größere Komplikationen handeln wird, ein für alle Mal festen Grund und Boden.

Natürlich berechtigt uns ja der in einem einzigen, hervorragend günstigen Falle gelieferte Beweis noch nicht, zu behaupten, daß nun für sämtliche Mitosen von Ascaris die kausale Rolle der primären inneren Richtungen bewiesen sei; — so zuversichtlich wir auch in dieser Hinsicht nunmehr gestimmt sein mögen. Die Analyse der übrigen Mitosen bleibt uns also nicht erspart. Aber wir dürfen ihr immerhin mit einigem Interesse entgegensehen, da sie ja nicht nur die allgemeine Gültigkeit unserer Hypothese definitiv bestätigen soll, sondern auch bestimmt ist, im spezielleren darüber Auskunft zu geben, ob die von uns erdachten Pläne verschiedener innerer Reizmechanismen richtig sind, und in wie hohem Grade wir das Plasma des Eies mit einzeln präformierten Richtungsstrukturen belasten müssen. Auf diesem Gebiete steht uns mehr als eine wichtige Überraschung bevor.

B. Paratangentiale und zur Primärachse senkrechte Spindelstellung.

Nach der rein axialen Teilungsweise erschien uns — vom Standpunkt unserer Hypothese beurteilt — diejenige Art von Spindelstellungen die physiologisch einfachste zu sein, bei welcher die Spindel paratangential und zugleich quer zur primären Achse gerichtet wird. Denn diese Kategorie von Teilungen erforderte unter gewissen Voraussetzungen keinen höheren Grad plasmatischer Komplikation, als die rein axiale: lediglich eine axial-symmetrische Differenzierung des Zellleibes in der Richtung der vorausgegangenen Mitose. Nehmen wir an, daß die Spindel einer solchen Zelle auf den Reiz der axialen Struktur allemal mit Querstellung reagiert, so reichte die dadurch bestimmte Ebene von Möglichkeiten aus, um in Gemeinschaft mit dem Prinzipe der paratangentialen Spindelbildung die eindeutige, typische Orientierung der Spindel zu gewährleisten.

Wie verhalten sich nun diejenigen Zellen, deren normale Mitose einer physiologischen Deutung im Sinne des hier entwickelten Planes zugänglich ist, bei experimenteller Veränderung ihrer deskriptiven Lage- und Formverhältnisse?

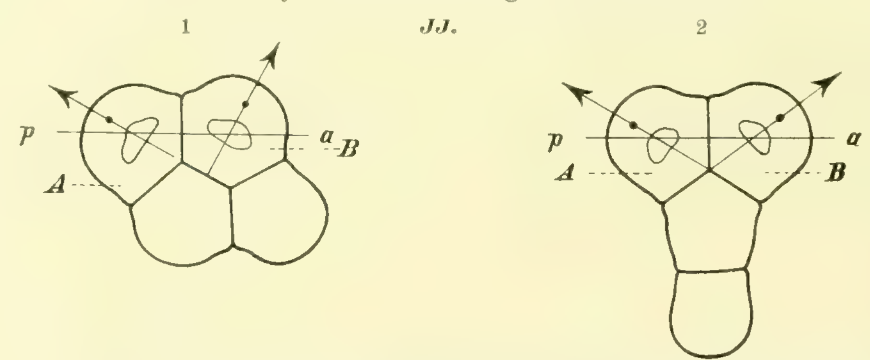
Zu einem Teile ist uns die Antwort im voraus bekannt. Wir wissen nämlich aus einem früheren Kapitel (p. 91), daß die Methode der paratangentialen Klüftung von allen den Blastomeren, die ihr normalerweise unterworfen sind, auch bei T-Riesen und überhaupt in jeder beliebigen Schicksalslage beibehalten wird. Danach ist dies eine sicher: die paratangentialen Spindeln der für die folgende Untersuchung in Betracht kommenden Zellen liegen bei T-Riesen unter allen Umständen wiederum paratangential, d. h. senkrecht zur organischen Achse, oder, was bekanntlich auf dasselbe hinausläuft, senkrecht zur Symmetrieachse der jeweiligen Zellgestalt. Wenn also die Gestalt einer Zelle bei T-Riesen atypisch verändert ist, so kann die spezielle Stellung ihrer Spindel gewissen primären Merkmalen gegenüber ebenfalls atypisch sein. Aber eine solche abnorme Verschiebung der Paratangentialebene würde nicht ausschließen, daß die Spindel innerhalb der neuen, ihr zugewiesenen Möglichkeitsebene diejenige Stellung wählt, die das typisch senkrechte Lageverhältnis zur Primärachse aufrecht erhält. Ob dies in allen Fällen geschieht oder nicht, das zu entscheiden ist die nächste Aufgabe für unsere Analyse.

A und B.

1.

Die Ektodermzellen A und B des vierzelligen Stadiums dienten uns in ihrer typischen Spindelstellung als ausgezeichnet klare Paradigmata der quer-paratangentialen Teilungsweise (p. 98, Fig. Z). Minder dankbar ist ihre Analyse an der Hand der eigentlichen T-Riesengeschichte, da unsere beiden Zellen von der bekannten, für uns so wertvollen Stellungsanomalie des ventralen Paares allzuwenig betroffen werden.

Besonders die vordere Zelle A zeigt sich bei den T-Riesen weder in ihren unmittelbaren Nachbarschaftsverhältnissen noch auch, was für uns jetzt wichtiger ist, in ihrer typischen Form und Lage im geringsten gestört: daraus geht hervor, daß die Richtung ihrer Primärachse einerseits und ihrer organischen Achse andererseits mit der normalen identisch ist (Fig. JJ 1 und 2). Wenn nun diese Zelle ihre Spindel bei T-Riesen ausnahmelos horizontal und quer zur Medianebene stellt, wie in der regulären Ontogenesis, so bedeutet das, wie dort, zugleich „quer zur primären Achse und paratangential". Die typische Beziehung der Spindel zur Primärachse erweist sich also bei A als konstant; womit freilich für sich allein nicht viel gesagt ist; denn alle übrigen deskriptiven Richtungsverhältnisse dieser Mitose werden ja nicht minder getreulich beibehalten.



Form- und Achsenverhältnisse der Zellen A und B in der normalen Ontogenesis (1) und bei T-Riesen (2). p—a Primärachsen; die organischen Achsen sind durch Pfeile dargestellt.

Instruktiver ist schon das Verhalten der hinteren Ektodermzelle B. Diese Zelle verändert zwar in der T-Riesengeschichte ebensowenig als A die typische, genau mediane und longitudinale Stellung ihrer primären Achse, wohl aber ihre Gestalt. Indem die dritte Kontaktfläche, die ihr normalerweise die wandernde Zelle P_2 verschafft, in Wegfall kommt, erhält — oder besser: bewahrt — unsere Zelle genau die gleiche disymmetrische Form mit zwei basalen Berührungsflächen, wie ihre Schwester (Taf. I, Fig. 1). Mit dieser Formveränderung geht aber selbstverständlich eine atypische Aufstellung des Kerns und der Sphäre Hand in Hand. Während im rhombisch orientierten Vierzellenstadium die organische Achse von B steiler aufgerichtet ist, als die von A, liegt sie jetzt eben so schräg wie jene (Fig. JJ, 1 und 2). Nur in einem, sehr wesentlichen Punkte ändert sich nichts: die organische Achse von B fällt nach wie vor in die morphologische Mittelebene.

Erheben wir jetzt einmal vorweg die Frage, wie denn die Spindelstellung der Zelle B, wenn sie im Einklang mit unserer Hypothese einerseits an die Paratangentialebene, anderer-

seits an das senkrechte Verhältnis zur Primärachse gebunden ist, unter den geänderten Verhältnissen der T-Riesen ausfallen müßte, so erkennen wir bald, daß die Spindelstellung hierbei ganz unverändert so bleiben würde, wie sie war: horizontal und quer zur Medianebene. Die organische Achse von B dürfte sich sogar noch stärker nach oben oder unten verschieben: so lange sie innerhalb der Mediane bleibt, schneidet die von ihr abhängige Paratangentialebene die andere, durch die Primärachse normierte Ebene von Möglichkeiten allemal längs der gleichen queren Linie; und wenn die Spindel unserer Zelle in der Tat von jenen zwei Grenzebenen geleitet wird, so muß sie bei T-Riesen in dieselbe Linie fallen, wie in der normalen Entwickelung. Daß dies letztere in der Tat geschieht, ist uns wohlbekannt. Also darf — soweit die Beweiskraft der T-Riesengeschichte hier eben reicht — auch die Spindelstellung von B im Sinne der von uns geprüften Hypothese gedeutet werden.

2.

Nun aber die erste von den Überraschungen, die ich verkündigt habe. In der Geschichte des Dreifachzwillings geschieht etwas, das die Physiologie der Spindelstellung von A und B mit einem Schlage in völlig verändertem Lichte erscheinen läßt.

Wir wollen die Überlegung, die wir vorhin über das geometrische Verhältnis der beiden von der primären und organischen Achse bestimmten Ebenen angestellt haben, soweit es dort in Frage kam, jetzt bis an ihr Ende führen. Was geschähe wohl, wenn die organische Achse einer dieser Zellen sich auf der Medianebene so weit nach abwärts verschöbe, daß sie in die Richtung der primären Achse selber zu liegen käme? Die Antwort ist einfach. In solchem Falle würden auch die zwei Ebenen, die im Schwerpunkte der Zelle auf den Achsen senkrecht stehen und sonst sich längs einer queren Linie schneiden, zusammenfallen, und die Schnittlinie zwischen ihnen verschwände. Wenn nun die Spindel der gedachten Zelle aus physiologischen Gründen einerseits in die zur organischen Achse senkrechte Paratangentialebene, andererseits in die zur Primärachse senkrechte Ebene gerichtet wird, wie unsere Hypothese lautet, so würde ihr durch zweifache Kausalität eine und dieselbe Ebene angewiesen. Aber nichts ist da, was ihr innerhalb dieser Ebene von Möglichkeiten eine endgültige, spezielle Richtung verleihen könnte. Die Stellung der Spindel müßte also in ihrer doppelt garantierten Ebene willkürlich, vom „Zufall“ abhängig sein.

Das Experiment, das hier in Gedanken ausgeführt wurde, hat eine glückliche Fügung in der Geschichte des sonderbaren Dreifachzwillings — ein einziges Mal! — verwirklicht. Wir erinnern uns, daß die beiden Ektodermzellen des senkrecht auf dem Kopfe stehenden Individuums im Augenblicke ihrer Geburt von der zugehörigen ventralen Keimeshälfte losgerissen wurden und gänzlich isoliert in der kleineren Schalenkammer liegen blieben (Taf. IV, Fig. 53). Diese beiden Blastomere — die wir, ohne zu wissen, welches die eine und welches die andere war, doch gemeinsam als A und B bezeichnen dürfen — waren somit gegenüber den Verhältnissen echter T-Riesen je einer weiteren Kontaktfläche beraubt: die schwesterliche Scheidewand war die einzige, die ihnen geblieben war. Natürlich erhielt unter solchen Umständen jede der Zellen, analog dem normalen Stadium II, eine zur Rich-

tung der vorausgegangenen Mitose, d. h. zur primären Achse allseitig symmetrische Ruheform (Taf. IV, Fig. 55). Und da, wie immer, die beiderseitigen Kerne und Sphären in der Achse der Zellsymmetrie Stellung nahmen (oder vielmehr behielten), so ist klar, daß jetzt in beiden Ektodermzellen die organische Achse mit der primären in der Tat zusammenfiel. — Was hätten wir nun von der Spindelstellung dieser Zellen, falls unsere Hypothese des hier geltenden Reizmechanismus richtig ist, unbedingt erwarten müssen? Offenbar dies: daß zwar die eine wie die andere Spindel quer zu der primär-organischen Einheitsachse ihrer Zelle, d. h. parallel zur schwesterlichen Scheidewand gerichtet würde; daß aber die Auswahl einer speziellen Richtung innerhalb der solchermaßen freigestellten Ebene einer jeden Spindel gleichsam selber überlassen wäre: irgendwelche geometrisch einfache Beziehung oder gar Übereinstimmung zwischen den beiderseitigen speziellen Spindelstellungen wäre ausgeschlossen, oder könnte höchstens das Ergebnis eines sehr sonderbaren Zufalles sein.

In Wirklichkeit aber geschah folgendes. Die isolierten Schwesterzellen teilten sich nicht gleichzeitig, wie es in der typischen Entwickelung gesunder Eier fast ausnahmelose Regel ist, sondern die eine war bereits durchgeschnürt, als in der anderen die Spindel sich völlig ausgebildet hatte (Taf. IV, Fig. 56). Hierbei ergab sich zunächst, daß beide Spindeln genau parallel der gemeinsamen Scheidewand, d. h. senkrecht zu der betreffenden primär-organischen Achse gerichtet worden waren. Unsere erste Voraussage war also in der Tat erfüllt; um so gründlicher enttäuscht wurde die zweite. Denn die spezielle Richtung der Spindeln innerhalb der ihnen zugewiesenen Ebenen war keineswegs, wie wir erwartet hatten, eine beliebige und beiderseits disharmonische, sondern die Spindeln lagen einander haarscharf parallel.

Hier treffen wir also — in unserer Analyse ein noch nicht dagewesener Fall — bei den abnormen Keimen auf ein zu hohes Maß typischer Beständigkeit, ein höheres, als die von uns bis jetzt verteidigte Hypothese vertragen kann. — Oder fände sich vielleicht doch noch ein Weg, die Kongruenz der beiden Spindelrichtungen als ein minder bedeutungsvolles Ereignis hinzustellen? Wir lassen die Möglichkeit einer „zufälligen" Übereinstimmung als gar zu unwahrscheinlich aus dem Spiel. Aber man könnte wohl denken, den beiden Spindeln sei von Haus aus keine spezielle Richtung vorgeschrieben gewesen; erst dadurch, daß die eine Zelle sich vor der anderen teilte, schuf sie für ihre Schwester eine bestimmte Richtung, in die dann die andere Spindel gezwungen war, ebenfalls einzutreten: z. B., indem an der Schwesterzelle quer zur Primärachse eine Richtung geringsten Widerstandes oder größter Protoplasmamasse entstanden wäre, die die Spindel, als die bequemste unter allen freigestellten, angenommen hätte, oder durch eine gegenseitige richtende Beeinflussung vermittels orientierender Reize. Allein dem steht entgegen, daß die Deformation der zurückgebliebenen Zelle durch das anhaftende Töchterpaar höchstens senkrecht zur Verbindungslinie des letzteren eine Richtung größter Ausdehnungsmöglichkeit bedingen könnte. Und zweitens, daß es eine gegenseitige richtende Einwirkung der Spindeln von A und B in der normalen Ontogenesis, wo man öfters die eine quer, die andere schräg gelagert sieht und zum Schluß doch allemal beide in die Querstellung übergehen, bestimmt nicht gibt.

Somit bleibt nichts übrig, als den Fall wirklich ganz ernst zu nehmen. Offenbar hat jede von den beiden Schwesterzellen ihre Spindel in eine nach allen drei Dimensionen fest bestimmte Richtung dirigiert, wozu natürlich fest lokalisierte innere Orientierungsmittel nötig waren; und die Kongruenz der Spindelstellungen beruht auf einer von Geburt aus homonomen und seither nicht gestörten Lagerung der beiderseitigen Orientierungsmittel. Ferner ist selbstverständlich, daß es sich nur um typische Richtungsmittel, um eine typisch geregelte Spindelstellung handeln kann. Dann aber kommt nur eine einzige Deutung der von den Spindeln gewählten Lage in Betracht: die isolierten Schwesterzellen haben sich offenbar genau so geteilt, wie in der typischen Ontogenesis; die Ebene, in der beide Spindeln gelegen sind, ist in Bezug auf das primäre Gerichtetsein der Zellen keine andere, als jene „Horizontalebene", die in der normalen Entwickelung und bei den T-Riesen die Spindeln von A und B enthält, die man aber hier, wo infolge der Isolation und der seither eingetretenen unkontrollierbaren Drehungen des Paares jede Orientierung über oben und unten in morphologischem Sinne ausgeschlossen ist, nicht mehr als solche erkennen kann.

Übertragen wir die gewonnene Erfahrung auf die normale Entwickelung, so ist jetzt sicher, daß die Spindeln von A und B, wenn es gelänge, die beiden Zellen unter Aufrechterhaltung ihres typischen Verhältnisses zu den Hauptrichtungen des Embryo emporzuheben, bis jeder Kontakt mit dem ventralen Blastomerenpaare verschwindet und die organischen Achsen unserer Zellen in das Niveau der Primärachsen niedergesunken sind, — dennoch wieder horizontal gerichtet würden. Und damit ist erwiesen, daß unsere aus Sparsamkeitsgründen aufgestellte Hypothese über den Reizmechanismus dieser Art von Teilungen falsch, daß sie eben zu einfach war. Die Zellen A und B besitzen eine höhere Komplikation der inneren plasmatischen Struktur, als nur die axialsymmetrische, die sich aus der bei der Geburt vorhandenen gleichgerichteten Differenzierung so ökonomisch herleiten ließ. Aber welche?

Wir sind schon so gewöhnt, die geometrisch einfachen Richtungen als diejenigen anzusehen, deren strukturelle Hervorhebung am billigsten zu erhalten ist, daß wir, wenn für die Zellen A und B schon mindestens eine Flächenstruktur gebraucht wird, sogleich an die Medianebene denken. Wurde doch für die Zelle P_3 schon auf die normalen Verhältnisse hin eine Mediandifferenzierung verlangt und sehr ökonomisch besorgt. Nehmen wir also an, das Plasma der Zellen A und B sei in der Richtung der Medianebene differenziert, also median-symmetrisch; und die Spindel stelle sich in beiden Zellen senkrecht zu der hervorgehobenen Ebene. Dann ist klar, daß eine solche Hypothese für das Verhalten der Zellen in der normalen Entwickelung, bei T-Riesen, wie auch für das isolierte Ektoderm unseres Dreifach-Zwillings in der Tat genügen würde: unter allen Umständen lägen beide Spindeln „horizontal". Die paratangentiale Teilungsweise aber wäre als Faktor ausgeschaltet, und so verstände sich ganz selbst, daß eine Veränderung der organischen Achse keinen Einfluß auf die Spindellage haben könnte.

Allein durch folgende Überlegung entpuppt sich das Geschäft doch als viel weniger vorteilhaft, als es den Anschein hatte. Die für die „gleichsinnige" Mitose der Zelle P_3 begründete Hypothese einer medianen Symmetrie war deshalb in physiologischem Sinne vergleichsweise anspruchslos, weil sie der primären, bei der Geburt vorhandenen Differenzierung

des Zellleibes doch keine größere Komplikation zumutete, als die axial-symmetrische. Man konnte sich nämlich denken, daß die primär-axiale Struktur erst durch die postmitotische, in der Medianebene vollzogene Wanderung der organischen Achse in eine median-symmetrische verwandelt werde. Dieser bedeutende Vorzug kommt der Hypothese für den Fall der Ektodermzellen A und B nicht zu. Zwar würde die normale Entwickelung, wie auch die Geschichte der T-Riesen die Übertragung jener genetischen Herleitung recht wohl gestatten; hier wie dort geschieht ja die Wanderung der organischen Achsen von A und B in der Tat genau median. Aber das isolierte Ektoderm des Dreifach-Zwillings steht wiederum im Wege. Denn da die organischen Achsen dieser beiden Schwesterzellen ihre ursprüngliche Stellung in der Primärachse überhaupt nicht verlassen, so kann natürlich durch ihre „Wanderung" keinerlei sonstige Differenzierung geschaffen worden sein.

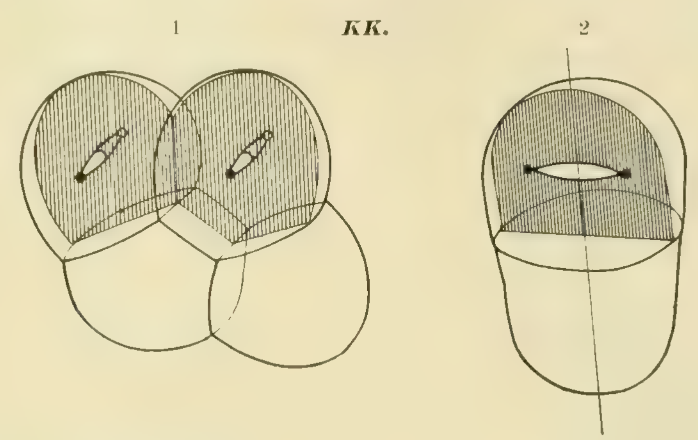
Wenn man die Verhältnisse des Ektodermzellenpaares im Zustande der Isolierung recht bedenkt, so leuchtet aber ferner ein, daß ebenso sicher jeder andere Versuch, ein „nachträgliches" Auftreten der medianen Struktur in ihrem Plasma begreiflich zu machen, scheitern müßte. Denn um die Achse der einsamen Zellen herum ist alles homogen: die Form ist kreisrund auf allen Querschnitten, eine Nachbarschaft fehlt, und auch die abgeplatteten Kerne bieten, wie wir aus der deskriptiven Einleitung wissen, quer zur Achse keinerlei gerichtete Differenzierung dar. Also muß die strukturelle Auszeichnung der Medianebene, die in den Zellen A und B sicher vorhanden ist, schon zur Zeit ihrer Geburt als primäre Eigenschaft bestanden haben. Das aber ist ein folgenschweres Resultat. Für das Auftreten einer primär-axialen Struktur konnten wir allemal die Vorgänge bei der Geburt der Zelle verantwortlich machen. Jetzt aber muß im Hinblick auf den Dreifachzwilling zugegeben werden, daß die Mitose, aus der A und B hervorgegangen sind, nichts enthält, woraus eine mediane Differenzierung sich herleiten ließe. Die strukturelle Median-Symmetrie von A und B muß durchaus schon während und — sit venia verbo — vor ihrer Geburt vorhanden gewesen sein: sie ist mit einem Worte ein Erbteil von AB, ihrer gemeinsamen Mutterzelle.

3.

Mit diesem Ergebnisse dürfen wir uns jetzt nicht mehr bescheiden. AB, die obere Furchungskugel des zweizelligen Stadiums, entpuppt sich plötzlich als Trägerin einer medianen Differenzierung, von der wir bisher keine Ahnung hatten. Wie kommt sie zu dieser Eigenschaft?

Fassen wir die geforderte Differenzierungsebene genauer ins Auge (Fig. KK 2), so erkennen wir, daß sie zwei deskriptiv bekannte Achsenrichtungen der Zelle selbst enthält: nämlich erstens ihre senkrecht stehende organische Achse, die zugleich Primärachse ist, zweitens, da die Zelle AB sich in longitudinaler Richtung teilt, die Spindelachse der kommenden Mitose. In diesem Bestimmtsein der gesuchten Ebene durch zwei bekannte Richtungen liegt nun aber ein Fingerzeig, wie wir uns den Ursprung der Bilateralität von AB möglichst ökonomisch denken könnten. Nehmen wir an, das Plasma der Zelle AB sei von Geburt an in der Richtung ihrer primären Achse bloß axial-symmetrisch differenziert. Indem nun die Spindel der zur Teilung schreitenden Zelle in irgend einer beliebigen „speziellen"

Richtung quer zur Primärachse gebildet wird, liefert sie für die geforderte vertikale Ebene das zweite geometrische Bestimmungselement; worauf die geschaffene Flächenrichtung auf diese oder jene Weise strukturell im Plasma markiert und als nunmehrige Medianebene auf die Tochterzelle vererbt werden könnte.



Spindelstellung der normalen Stadien IV und II, von links, jedoch etwas schräg von oben und hinten. Die primäre Medianebene der Zellen A und B in Fig. 1, AB in Fig. 2 ist vertikal schraffiert.

Wenigstens darf diese Vorstellung dann als die am meisten ökonomische gelten, wenn die spezielle Richtung der Spindel von AB innerhalb der ihr zugewiesenen Horizontalebene auch wirklich eine „zufällige" und nicht etwa durch eine vorhandene Struktur im voraus geregelt ist. Hierüber wissen wir zur Zeit noch nichts. Ziemlich bald aber werden wir darauf zurückzukommen haben.

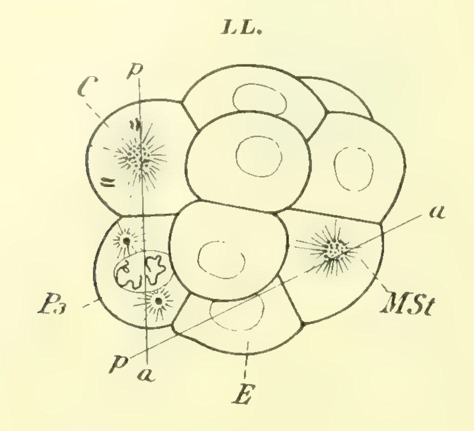
MSt und C.

1.

Nach dem unbestrittenen Erfolge der eben abgeschlossenen Erörterung darf die Analyse der übrigen hierhergehörenden Mitosen um so kürzer gehalten werden. Die Mehrzahl von ihnen, nämlich die zahlreichen zur Primärachse queren Teilungen, die das ektodermale Epithel enthält, kommt ohnehin für analytische Zwecke gar nicht in Frage, da mir die Schwierigkeit, solche Zellen im Ektoderm der T-Riesen zu identifizieren, bisher unüberwindlich gewesen ist.

Aber auch die klar ausgeprägten queren Mitosen der beiden „ventralen" Zellen MSt und C sind trotz ihrer frühen Entwickelungsstufe keine angenehmen Objekte mehr. In der typischen Ontogenesis liegen diese Zellen zwischen benachbarten Blastomeren fest eingepackt, verschieben sich höchstens auf der Medianebene, ohne das primäre Kontaktverhältnis zu ihren bezüglichen Schwesterzellen E und P_3 aufzugeben, und haben zu unkontrollierten Drehungen keine Gelegenheit (Fig. LL, p. 124). Bei T-Riesen aber ist ihre Situation am Anfang und Ende der freihängenden, gekrümmten Ventralreihe (Taf. I, Fig. 3) so exponiert, daß sie darin aus rein mechanischen Gründen eigentlich gar nicht verbleiben dürften. Und es ist ein Problem für sich, wenn man sie dennoch die ursprüngliche Lagebeziehung zu

ihren Nachbarn zumeist bewahren sieht. Oft genug aber — vermutlich bei stärker geschädigten Riesen — wird die viergliederige Säule durch allerhand atypische Verschiebungen zu einem gedrungenen Aggregat (Taf. II, Fig. 15). Und da bei dieser Gelegenheit jede gleitende Zelle Drehungen ausführen kann, von denen man absolut nichts weiß, so kennt man auch die endgültige Lagerung der Primärachsen nicht und darf deshalb die anscheinend abnormen Spindelstellungen weder pro noch contra in Rechnung ziehen.



Stadium XII von rechts, nach Boveri. Teilung von MSt und C. Man blickt in der Richtung der beiden Spindeln. p—a die Primärachsen von MSt und C.

Analytisch verwendbar sind nur diejenigen Fälle, in denen die Stellung oder doch wenigstens das primäre Kontaktverhältnis von MSt und C sicher unverändert ist. Solcher Fälle sind mir über zwanzig bekannt geworden: und alle bezeugten die Konstanz des typischen Verhältnisses zwischen primärer Achse und Spindelstellung der Zellen MSt und C. So wurde bei dem Musterriesen vom I. Typus (Taf. I, Fig. 5—8) die Scheidewand von MSt (dunkelblau) fraglos quer zur Richtung der vorausgegangenen Mitose angelegt. Freilich verschaffte sich das Töchterpaar noch während der Durchschnürung durch atypische Drehung ein bequemeres Unterkommen. Und an demselben Riesen bewahrte auch die (rote) Schwanzzelle C, die zwar, wie das gewöhnlich geschieht, bis zur Berührung der Urdarmzelle emporgeglitten war, deren Primärachse jedoch die von der ventralen Gruppe markierte „Medianebene" nie verlassen hatte, das vorgeschriebene Verhältnis. Denn ihre Spindel stand genau senkrecht zu jener Ebene, also auch senkrecht zu der darin befindlichen Primärachse; und außerdem lag diese Spindel, da die organische Achse von C ebenfalls in der partiellen Medianebene verblieben war, vorschriftsmäßig paratangential.

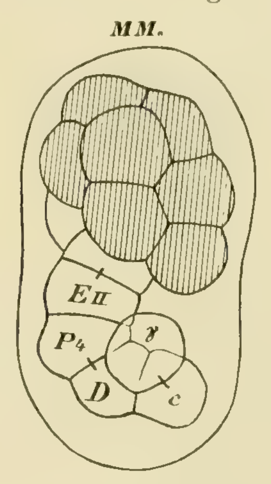
Weniger zuverlässig ist die Analyse der Teilung von MSt bei dem Musterriesen des II. Typus (Taf. III, Fig. 34 bis 36). Hier hatte gerade die Zelle MSt Verschiebungen in ihrer Nachbarschaft erlitten, von denen unklar blieb, ob und wie weit die Lage ihrer eigenen Primärachse davon ergriffen war. Immerhin ist nicht zu verkennen, daß die Spindelstellung unserer Zelle, indem sie senkrecht zur Längsachse des Embryo stand, wenigstens die Wahrscheinlichkeit für sich hatte, das typische Verhältnis der Primärachse gegenüber reproduziert zu haben. Ganz sicher aber lag wiederum die Spindel der Schwanzzelle quer zur primären Achse und paratangential, obgleich doch der ektodermale Anteil ihrer Umgebung keineswegs vollkommen typisch war.

2.

In den bisher betrachteten normalen wie abnormen Fällen hat allemal die Primärachse von MSt oder C mit der organischen Achse einen Winkel gebildet. Die beiden von diesen Achsen normierten Ebenen *schneiden* sich also: sie reichen zusammen aus, die Spindelstellung eindeutig zu bestimmen. Und wir würden demnach nicht nur berechtigt, sondern sogar verpflichtet sein, für MSt und C die ursprüngliche Hypothese über den Reizmechanismus der „queren" Spindelstellungen aufrecht zu erhalten, — so wenig uns vielleicht nach den Erfahrungen mit A und B eine solche Ökonomie von Herzen kommen möchte.

Allein ich habe mich doch von der Unzulänglichkeit des früher ausgedachten Mechanismus, wenigstens für C, überzeugt. Es kommt nämlich, wie ich schon oben andeutete, gelegentlich vor, daß die Schwanzzelle ihre freie terminale Lage am Ende der ventralen Säule bis zur Mitose bewahrt, ohne mit den höher gelegenen Blastomeren neue Berührungen einzugehen (Fig. MM). Dann bleibt natürlich die Form von C die allseitig-symmetrische, in der sie geboren wurde; ihr Kern und ihre Sphäre haben keinen Grund, die Lage in der Primärachse mit einer anderen zu vertauschen. Und man erkennt mit Leichtigkeit, daß nun die Kette von Schlußfolgerungen ebenso weitergehen würde, wie bei den isolierten Ektodermzellen des Dreifachzwillings: ist unsere frühere Hypothese richtig, so müßte die Spindel der freigebliebenen Schwanzzelle zwar der basalen Kontaktfläche parallel, innerhalb der so bestimmten Ebene aber regellos gelagert sein. Statt dessen lag in allen diesen Fällen die Spindel der Schwanzzelle genau senkrecht zu der durch die Krümmung der Ventralgruppe markierten „Medianebene". Also mußte diese Ebene, die der morphologischen Mediane entspricht, im Plasma der freien Schwanzzellen durch irgend eine strukturelle Hervorhebung kenntlich gewesen sein. Damit aber ist auch für C die Notwendigkeit, mindestens eine median-symmetrische Differenzierung ihres Zellleibes anzunehmen, sichergestellt. Und wenn wir eine solche für die in jeder Hinsicht analoge Zelle MSt aus Mangel an Beweisen noch immer verweigern wollten, so wäre das zwar ökonomisch, aber wohl gar zu gewissenhaft.

MM.



T-Riese von 16 Zellen, bei welchen die Schwanzzelle sich geteilt hat, ohne mit höher gelegenen Zellen in Kontakt getreten zu sein.

Ganz wie im Falle der Ektodermzellen A und B ergibt sich aus dem Vorstehenden noch eine wichtige *genetische* Folgerung. Auch diesmal kann die strukturelle Median-Symmetrie weder nach der Geburt der Zelle C durch die Wanderung der organischen Achse, noch unmittelbar durch die Mitose ihrer Mutterzelle geschaffen worden sein. *Sondern die Schwanzzelle muß ihre mediane Struktur als Erbteil von der Mutterzelle P_2 erhalten haben.* Hieran aber schließen sich wiederum, wie sich bald zeigen wird, bedeutungsvolle Konsequenzen für die physiologische Beurteilung der Spindelstellung von P_3 und anderer Zellen.

C. Paratangentiale und der Primärachse gleichsinnige Teilung.

Nachdem das Vorhandensein einer der Zelle angeborenen median-symmetrischen Differenzierung schon für eine Anzahl zur Primärachse quergerichteter Mitosen nachgewiesen worden ist, bei denen wir auf Grund der normalen Verhältnisse mit einer rein axialen Struktur auszukommen vermeint hatten, ist natürlich die von uns aufgestellte, nach der Komplikationshöhe geordnete Stufenfolge der Reizmechanismen nicht mehr viel wert. Wir sahen uns durch die normale Beobachtung genötigt, den Zellen mit gleichsinnig-paratangentialer Teilungsweise zum ersten Mal eine strukturell hervorgehobene Ebene zuzuschreiben. Aber unser damaliges, methodologisch sehr begründetes Widerstreben ist mittlerweile durch die Ergebnisse des vorigen Abschnittes überholt. Für die wirkliche Existenz der erschlossenen Struktur verlangen wir jetzt kaum noch Beweise und versprechen uns von der Analyse dieser Kategorie von Teilungen weiter nichts, als immer neue Bestätigungen unserer allgemeinen Hypothese der inneren Reizverhältnisse. — Vielleicht finden wir dennoch etwas mehr.

E und P_3.

1.

Wenn wir uns vorstellen, die normale, „gleichsinnige" Spindelstellung der Zellen E und P_3 ergebe sich physiologisch aus der Durchschnittslinie der Paratangentialebene mit der im Zellleib differenzierten Medianebene, so hält diese Annahme auch bei den T-Riesen — von unkontrollierbaren Fällen nach Art des auf Taf. II, Fig. 15 dargestellten natürlich wieder abgesehen — immer stand. Ausnahmelos liegen die Spindeln der beiden Zellen in jener Ebene, die wenigstens für die ventrale Zellfamilie der Riesenkeime die Medianrichtung zum Ausdruck bringt; aber die spezielle Spindelstellung innerhalb der Ebene schwankt voraussetzungsgemäß je nach der Form der Zelle, d. h. je nach der Lage der organischen Achse.

Ein ausgezeichnetes Beispiel, das wir statt aller übrigen betrachten wollen, liefert die Teilung von P_3 beim Musterriesen des I. Typus (Taf. I, Fig. 4—5, weiß). Die Form der Zelle und die Lage ihrer organischen Achse sind infolge des atypischen Emporgleitens der Schwanzzelle stark abnorm. Andererseits ist nicht mit Bestimmtheit zu sagen, ob die Primärachse von P_3 der wandernden Schwanzzelle bis zuletzt gefolgt ist, so daß sie nach wie vor senkrecht auf der schwesterlichen Kontaktfläche steht, oder ob etwa die beiden Zellen sich gegeneinander atypisch verschoben haben. Allein diese Ungewißheit schadet nichts. Da nämlich weder P_3 noch C zu irgend einer Zeit von der Medianrichtung abgewichen, auch alle ihre Berührungsflächen immer genau senkrecht zu jener Richtung geblieben sind, so ist die Möglichkeit, daß P_3 sich seitlich verdreht haben könnte, mechanisch auszuschließen. Wie also auch die Primärachse unserer Zelle zur Zeit der Teilung gerichtet gewesen sein mag: jedenfalls lag ihre primäre Medianebene immer noch „median"; und ihre organische Achse desgleichen. Die Spindel aber stand im Einklang mit unserer Hypothese sehr genau median und paratangential.

2.

Wenn wir somit die Frage, ob der für diese Kategorie von Teilungen von uns erdachte einfachste Reizmechanismus unter allen Umständen genügt, mit bestem Gewissen bejahen dürfen, so gilt dies nicht zugleich für unsere früheren Vermutungen über die Herkunft der geforderten medianen Struktur. Die normalen Verhältnisse gestatteten die besonders sparsame Hypothese, daß im Plasma von E, P_3 und anderen Zellen die Differenzierung einer besonderen Ebene erst durch die postmitotische, in der betreffenden Ebene vollzogene Wanderung der organischen Achse geschaffen worden sei. Diese Spezialannahme, die sich auf die strukturelle Median-Symmetrie der Zellen A, B und C freilich schon nicht anwenden ließ, stößt nun auch für E und P_3 der T-Riesen auf unüberwindliche Schwierigkeit. Und zwar aus doppeltem Grunde.

Zunächst ist die äußere Symmetrie der Zellgestalt bei T-Riesen oft eine andere oder eine weniger ausgeprägte, als in der normalen Entwickelung, und dementsprechend die Garantie, daß Kern und Sphäre auf ihrem Wege nach der „Formachse“ auch wirklich die primär-mediane Ebene auffinden und innehalten, gering. Bei unserem Musterriesen Taf. I, Fig. 4 erfüllte ja freilich die Form der Zelle P_3 in dieser Hinsicht alle Bedingungen: ihre organische Achse konnte sich trotz der abnormen Zellgestalt nur auf der Medianebene verschoben haben. Wo aber lag die Formachse der (hellblauen) Urdarmzelle E? Streng genommen immer noch in der primären Achsenrichtung, so daß zu einer Wanderung von Kern und Sphäre eigentlich gar kein Grund vorhanden war; hätte aber die Drehung der organischen Achse in eine quere Stellung dennoch stattgefunden, so würden doch zwei zueinander senkrechte Richtungen zu dem Anspruche, die Formachse der Zelle darzustellen, gleichberechtigt gewesen sein. Vollends unklar aber wird das Verhältnis der Zellgestalt zur medianen Ebene bei denjenigen T-Riesen, deren emporsteigende Schwanzzelle den Kontakt mit der Urdarmzelle nicht erreicht, so daß E und P_3 ihre ursprünglich cylindrische, oben und unten von parallelen Flächen begrenzte Gestalt ziemlich unverändert beibehalten. Kurzum, die Form der Zellen E und P_3 wäre für die wandernde organische Achse bei T-Riesen ein schlechter Wegweiser: es müßten Schwankungen und Mißgriffe in der Bewegungsrichtung der organischen Achsen wenigstens gelegentlich zu verzeichnen sein, und jeder derartige Fehler würde nach unserer Annahme eine abnorme Stellung der im Plasma differenzierten Ebene nach sich ziehen. Damit aber verträgt sich die Tatsache nicht, daß die Spindeln von E und P_3 bei T-Riesen mit ungestörter Ventralgruppe ausnahmelos mit absoluter Genauigkeit in der gleichen Ebene, der „Medianebene“, gelegen sind.

Unser zweites Argument ist fast noch überzeugender. Wir haben vor kurzem mit aller nur wünschenswerten Sicherheit bewiesen, daß die Schwanzzelle C ihre median-bilaterale Struktur von ihrer Mutterzelle geerbt haben muß. Die Mutterzelle der Schwanzzelle aber ist — auch die Mutter von P_3! Das heißt, wir wissen aus einer zwar etwas entfernten aber durchaus zuverlässigen Quelle, daß die Mutter der uns interessierenden Zelle P_3 zur Zeit ihrer Teilung eine Differenzierung derselben Ebene besaß, in der etwas später ihre Tochter P_3 notwendig wiederum differenziert sein muß, um ihre Spindel vorschriftsmäßig orientieren zu können. Dann aber wäre es keine Sparsamkeit, sondern im Gegenteil Verschwendung an Komplikation, wenn wir annehmen wollten, die mediane Struktur der Mutter-

zelle sei nur der Schwanzzelle als bleibendes Erbteil überliefert worden, sei aber im Plasma der anderen Tochter P_3 erloschen und später an gleicher Stelle zum zweiten Male aufgetreten. So zwingt uns also die strenge Methode zu der Folgerung, daß auch die Zelle P_3 ihre median-symmetrische Struktur nicht selber mit Hilfe der wandernden organischen Achse produziert, sondern sie fix und fertig als primäre Eigenschaft bei ihrer Geburt übernommen hatte.

Was wir hier mit fast völliger Gewißheit für C, P_3 und ihre gemeinsame Mutter behaupten konnten, gilt nun sehr wahrscheinlich auch für die analogen, mehr kopfwärts gelagerten Familienglieder. Auch die Zelle MSt bedurfte zu ihrer queren Mitose einer median-symmetrischen Struktur und hat dieselbe vermutlich von Haus aus mitbekommen. Für die Urdarmzelle E, die Schwester der vorigen aber ist die Annahme einer primären Median-Symmetrie aus anderen Gründen so gut wie unvermeidlich. Dann unterstützt offenbar die eine Wahrscheinlichkeit noch die andere, und wir dürfen getrost für erwiesen halten, daß auch das Schwesternpaar MSt und E die Differenzierung der Medianebene durch Erbschaft von der gemeinsamen Mutterzelle erhalten hat.

3.

Jetzt aber drängt uns die gewonnene Einsicht unaufhaltsam zu neuen wichtigen Folgerungen. Wer sind denn eigentlich die beiden Mutterzellen, die da zur Zeit ihrer Teilung median-symmetrische Struktur besessen haben müssen, um sie ihren respektiven Töchtern MSt und E, P_3 und C zu vererben? Es sind die Zellen EMSt und P_2, die beiden unteren Blastomere des vierzelligen Stadiums.

Wir hatten früher, als wir uns eingehend mit der Teilungsphysiologie dieser beiden Zellen beschäftigten, keinen Grund, ihnen eine flächenhafte Differenzierung zuzuschreiben; sondern die einfache primär-axiale Struktur hatte zur Erklärung ihrer Teilungsweise durchaus genügt. Man könnte nun denken, durch die neuerdings nachgewiesene Median-Symmetrie sei die Annahme einer „nur" axial-symmetrischen Differenzierung überholt, gleichsam überflüssig geworden, — aber das ist doch nicht der Fall. Die Hypothese der „gleichsinnigen" Teilungen, wonach die differenzierte Medianebene in Gemeinschaft mit der Paratangentialebene die Spindelstellung bestimmt, ist auf die Mitosen von EMSt und P_2 keineswegs anwendbar: denn die Spindeln der beiden Zellen liegen gar nicht in der Paratangentialebene, sondern eben primär-axial. Also muß die früher geforderte strukturelle Kennzeichnung der Primärachse außer der jetzt hinzugetretenen Medianstruktur bestehen bleiben. Nur hat natürlich unsere damalige Hypothese, daß die primär-axiale Struktur von P_2 durch die mitotischen Bewegungen bei ihrer Geburt geschaffen worden sei, einen Teil ihrer ökonomischen Bedeutung eingebüßt.

Aber woher stammt die mediane Struktur der Zellen EMSt und P_2? Denken wir an die Verhältnisse der regelrechten Entwickelung, so zwingt uns unser ökonomisches Gewissen trotz aller bisherigen Mißerfolge sofort wieder zu der Hypothese: die vorhandene bilaterale Konfiguration des rhombischen Vierzellenstadiums habe zunächst die äußerliche Symmetrie der beiden Zellen bedingt, hierdurch ihre von Haus aus longitudinal gerichteten organischen Achsen nach bekanntem Gesetz gezwungen, in der Medianebene

emporzusteigen, und diese mediane Wanderung habe endlich auf irgend eine Art zur Ausbildung der medianen Differenzierung den Anstoß oder doch das Orientierungsmittel gegeben.

Während nun eine solche Vorstellung bloß auf Grund der deskriptiv-normalen Tatsachen nicht widerlegt werden könnte, scheitert sie an der Geschichte der T-Riesen ganz und gar. Betrachten wir zunächst die unterste Zelle P_2, deren Verhältnisse die physiologische Sachlage — wie seinerzeit die isolierten Ektodermzellen — mit wundervoller Klarheit überblicken lassen. Die Form dieser Zelle bleibt bei den T-Riesen, im Gegensatz zur normalen Entwickelung, die allseitig axial-symmetrische: die kreisrunde schwesterliche Scheidewand, auf deren Mittelpunkt sich senkrecht die Symmetrieachse erhebt, ist und bleibt ihre einzige Berührungsfläche (Taf. I, Fig. 1). Daraus ergibt sich wiederum, daß auch die organische Achse unserer Furchungskugel ihre Stellung in der Primärachse beibehält. Also kann eine Bewegung der organischen Achse nicht schuld am Auftreten der medianen Differenzierung sein.

Mit gleicher Sicherheit scheiden alle sonstigen nur denkbaren Ursachen aus: es gibt nichts und kann nichts geben, was geeignet wäre, dieser ringsum symmetrischen, frei hängenden Zelle nachträglich eine disymmetrische, bestimmt gerichtete Differenzierung von außen her aufzuprägen. Der Kern der Zelle selbst kommt, wie wir wissen, auch nicht in Betracht. — Dann hilft kein Sträuben: die Zelle P_2 muß ihre mediane Struktur von der Mutterzelle P_1 geerbt haben.

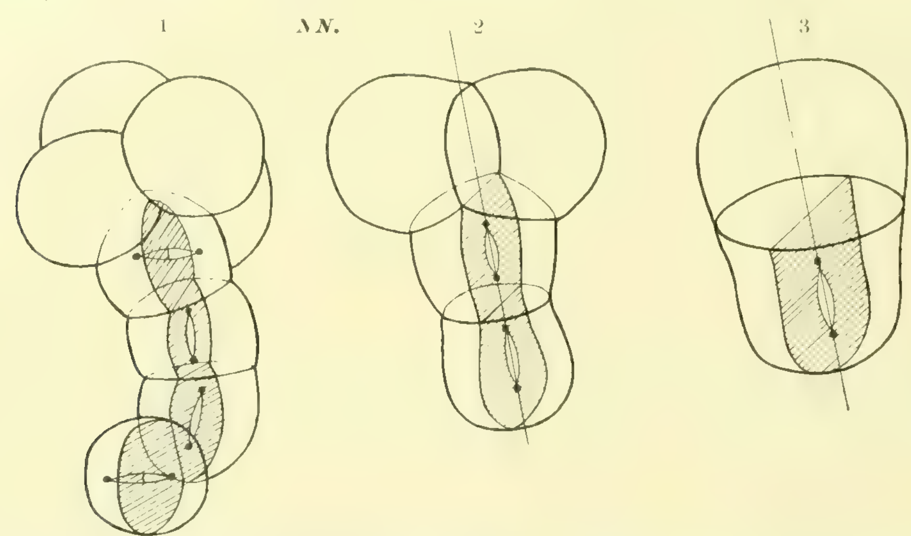
Für EMSt, die „Mittelzelle" der T-Figur und Schwester von P_2, liegen die Dinge, wenn auch minder klar, doch im Prinzipe nicht anders. Auch diese Zelle bewahrt bei der Mehrzahl der T-Riesen ihre ursprüngliche Formsymmetrie. Und wenn noch ein Zweifel bestehen sollte, ob Kern und Sphäre der Zelle dann ebenfalls in der primären Achsenrichtung liegen bleiben, so würde doch die Unsicherheit, die sich hieraus etwa ergeben könnte, durch den für P_2 geführten zuverlässigen Nachweis mit beseitigt: die gemeinschaftliche Mutterzelle der beiden Schwestern besaß zweifellos die mediane Struktur; also wird wohl diese ihre Eigenschaft gleichmäßig auf beide Töchter übertragen worden sein.

4.

So sind wir denn mit unserer Forderung einer nie gesehenen, aber jedesmal einwandfrei bewiesenen Medianstruktur von Generation zu Generation zurückgedrängt worden bis zur Stammzelle der ganzen Ventralfamilie! P_1, die äußerlich allseitig-symmetrische untere Furchungskugel des zweizelligen Stadiums, ist zur Zeit der Teilung in ihrem Plasmabau disymmetrisch differenziert, und zwar nach einer bestimmten vertikalen Ebene, die bei den T-Riesen durch Krümmungen, Spindelstellungen und Lage aller Nachkommen von P_1 als eine Art „partieller Medianebene" dauernd kenntlich bleibt (Fig. NN, p. 130, 1—3), in der typischen Entwickelung aber durch den Orientierungsprozeß des vierzelligen Stadiums derartig gedreht wird, daß sie fortan mit der Medianrichtung des ganzen Körpers zusammenfällt.

Wir sind uns diesmal keinen Augenblick im Zweifel, zu welcher Folgerung uns diese Erkenntnis bezüglich der Herkunft der festgestellten Differenzierung zwingen werde. Was sich in früheren Fällen nur durch künstliche Isolation oder durch Freilegung der Blastomere

beweisen ließ, ist hier von jedem normalen Zweizellenstadium ohne weiteres abzulesen: die strukturelle Disymmetrie von P_1 kann nicht durch irgend einen gerichteten, uns bekannten Vorgang innerhalb der von Haus aus primär-axial gebauten Zelle, z. B. durch eine Wanderung der organischen Achse, geschaffen worden sein, denn die Form unserer Zelle bleibt von der Geburt bis zur Teilung symmetrisch zu ihrer Primärachse, eine Wanderung von Kern und Sphäre gibt es darum nicht, und bei ihrer eigenen Mitose stellt sie die Spindel wiederum primär-axial. Unter solchen Umständen scheint gleich auf den ersten Blick nach dem Muster der vorausgegangenen Erörterungen nichts übrig zu bleiben, als der bedrohliche Schluß, daß P_1 ihre disymmetrische Struktur abermals durch Erbschaft übernommen habe, und zwar von der ungeteilten Eizelle selber. Allein ganz so einfach liegen die Dinge diesmal nicht.



1—3 Stadien aus der Entwickelung der T-Riesen. Schräg von der Seite und oben. Die primäre „Medianebene" der Ventralfamilie ist „horizontal" schraffiert.

Es besteht in der genetischen Beurteilung der strukturellen Disymmetrie von P_1 und derjenigen ihrer Nachkommen folgender Unterschied. Wenn wir bei den ventralen Zellen C, MSt, E und P_3, oder in der vorhergehenden Generation bei EMSt und P_2 das Vorhandensein einer strukturell hervorgehobenen Ebene zur Zeit der Teilung beweisen konnten, so war die Lage dieser Ebene eine im voraus bestimmte: sie fiel allemal in jene „Medianebene" der Ventralfamilie, die bei den Orientierungsversuchen des T-förmigen Vierzellenstadiums, also vor der Teilung aller dieser Zellen zum ersten Male (nach unserer damaligen Kenntnis) sichtbar geworden und für alle Folgezeit entschieden war. Indem wir nun vorhin nachgewiesen haben, daß schon P_1 die echte „Medianebene" in unsichtbarer Form besaß, wurde deren erstes Auftreten um eine Teilungsstufe zurückdatiert. Aber wir haben bis jetzt keinen Grund zu glauben, daß sie noch früher vorhanden gewesen sei. Vielleicht ist sie also von P_1 als ein novum geschaffen worden, — so gut, wie wir annehmen durften, daß die vertikale „Medianebene" der oberen Zelle AB des gleichen Stadiums durch eine zufällige horizontale Spindelstellung aus zahllosen Möglichkeiten herausgegriffen werde. Denn das Auftreten einer disymmetrischen Struktur innerhalb einer Zelle ist an und für sich kein Geschehnis, dessen kausale Wurzeln den Bereich der Zelle selber überschreiten müßten: erst durch das

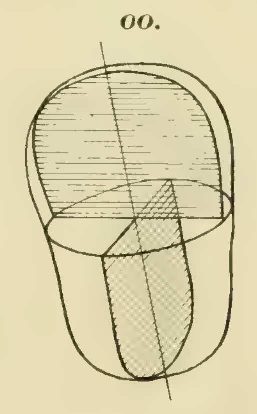
Vorhandensein typischer Richtungsbeziehungen zu irgendwelchen bereits vorher typisch geordneten Punkten der Zellumgebung wird die Herkunft der Ebene für uns zum Problem.

5.

Hier muß nun in die Erörterung ein neues Rechnungselement eingeführt werden; eine deskriptive Tatsache, die in der bisherigen Analyse vorübergehend schon eine Rolle spielte, die aber jetzt für den Fortgang und Abschluß der Untersuchung von ausschlaggebendster Bedeutung zu werden verspricht.

Ein festes, typisches Richtungsverhältnis der Symmetrieebene von P_1 zu geordneten Punkten der Umgebung: nämlich zu jener anderen „partiellen Medianebene“, die das Ektoderm in seinen ersten Spindelstellungen zum Ausdruck bringt und die, wie wir erkannt haben, schon in der teilungsreifen Zelle AB fertig enthalten ist, das gibt es in der Tat. Damit ist nicht der Umstand gemeint, daß in der regulären Ontogenesis die beiden partiellen Medianebenen späterhin durch den im Stadium IV vollzogenen Orientierungsprozeß zu einer einzigen „Medianebene des ganzen Embryo“ vereinigt werden; denn es wäre ja möglich, daß diese Herstellung eines neuen festen Verhältnisses zwischen beiden nur in ihrem Endziel typisch wäre, und von beliebigen Anfangslagen aus begonnen werden könnte: was uns aber gegenwärtig interessiert, ist gerade nur die Frage, ob zwischen den Anfangslagen der zwei Ebenen eine typische Beziehung herrscht, oder nicht. Nun, damit verhält es sich so: Wenn im T-förmigen Vierzellenstadium die Orientierungsbewegung eben beginnt, d. h. die latente Medianrichtung der Ventralfamilie zum ersten Male zu sichtbarem Ausdrucke gelangt, so ist die Lage der dorsalen Medianebene an der Stellung der beiden oberen Tochterzellen A und B bereits zu erkennen. Hierbei stellte sich nun heraus, daß die Schwenkung des ventralen Paares wenigstens in ihrer allerersten Phase nicht auf das künftige Schwanzende zu gerichtet ist, sondern, wie schon bei jener früheren Gelegenheit hervorgehoben wurde (Fig. HH, p. 114), unter rechtem Winkel seitwärts aus der vom Ektoderm markierten Medianebene hinausgeht. Im T-förmigen Stadium IV liegen demnach die beiden Ebenen senkrecht zueinander. Und da in der vorausgegangenen Periode keinerlei Verschiebungen oder Drehungen der Blastomere zu beobachten sind, so muß mit Notwendigkeit geschlossen werden, daß im zweizelligen Stadium die in P_1 enthaltene ventrale Medianebene zu der dorsalen Medianebene der Zelle AB typischerweise senkrecht steht (Fig. OO).

OO.



Stadium II, schräg von der Seite und oben. Obere und untere partielle Medianebene „horizontal“ schraffiert.

Durch die Tatsache dieser einfachen und konstanten Raumbeziehung wird das Vorhandensein eines kausalen Zusammenhanges zwischen dem Auftreten der oberen und dem der unteren partiellen Medianebene mit einem Schlage offenbart; und zwar werden

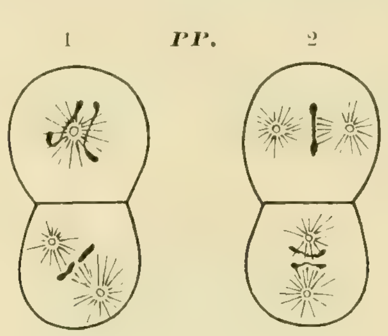
der Analyse zwei Hauptmöglichkeiten dargeboten. Entweder, so lautet die logische Regel, sind beide Erscheinungen Effekte einer gemeinsamen Ursache — d. h. sie werden jede für sich vom Ei aus bestimmt —, oder aber: eine ist die Ursache der anderen; was sich durch eine richtende Reizwirkung zwischen ihnen vermittelt denken ließe. Es ist ohne weiteres klar, welche von diesen Möglichkeiten die größere Ersparnis an plasmatischer Komplikation in Aussicht stellt. Während im ersteren Falle mit der Verantwortung für beide typisch gerichteten Ebenen auch die ganze dazu erforderliche Struktur der ungeteilten Eizelle zugeschoben wird, erlaubt die zweite Möglichkeit die ökonomische Hypothese, daß das Plasma der Eizelle isotrop sei, und daß eine in der oberen oder unteren Furchungskugel zuerst auftretende, beliebig gelagerte Vertikalebene die Richtung der andern zugleich mitbestimme. Danach ist uns folgendes weitere Verfahren vorgezeichnet. Wir untersuchen zunächst, ob die Annahme einer typisch richtenden Wechselwirkung zwischen der oberen und unteren Medianebene mit den Tatsachen in Übereinstmmung gebracht werden kann; wenn nicht, so bleibt uns die andere Möglichkeit als ultima ratio.

Auf den ersten Blick erscheint die Lösung der Frage, ob das typisch-rechtwinklige Richtungsverhältnis der Ebenen durch eine Wechselwirkung zwischen ihnen zustande gekommen sei, nicht schwierig: die beiden Trägerinnen der zwei partiellen Medianebenen, AB und P_1, werden mit Rücksicht auf diesen Punkt zu konfrontieren sein, und wenn sich dabei ergeben sollte, daß eine von den Ebenen nach der anderen entsteht, so darf als bewiesen gelten, daß die spätere von der früheren in ihrer Richtung beeinflußt worden ist. Aber so einfach dieses Verfahren scheint, so hoffnungslos war nach dem bisherigen Stande unserer deskriptiven Kenntnisse seine Durchführung. Denn da uns die eine von den konkurrierenden Ebenen, nämlich die ventrale, sicher erst längere Zeit nach ihrer Entstehung und jedenfalls nach der kritischen Periode erkennbar wurde, so blieb uns natürlich das wahre Altersverhältnis beider Medianebenen noch völlig unbekannt. Unter solchen Umständen war ich genötigt, wenn möglich auf eine Erweiterung des Tatsachenmateriales auszugehen, und fand dabei — an einem sehr großen Materiale — einige deskriptive Kleinigkeiten, die an sich ohne Wert, für unsere spezielle Frage aber von geradezu entscheidender Bedeutung sind.

Schon in der Einleitung dieses ganzen Kapitels wurde die seltsame Erscheinung mitgeteilt, daß die typische Richtung eines bestimmten Geschehnisses hin und wieder durch ein anderes, ihm zeitlich vorausgehendes, gleichsam fakultativ vorweg zum Ausdruck gebracht wird, z. B. die Spindelstellung durch die erste Bewegungsrichtung der zugehörigen Tochtersphären. Fälle dieser Art können unter Umständen von analytischem Interesse sein. Denn sie beweisen, daß die richtenden Ursachen des betreffenden typischen Vorganges schon vor dem Zeitpunkte ihrer eigentlichen, obligatorischen Wirksamkeit und mindestens zur Zeit der „freiwilligen“ Antizipation vorhanden waren.

Einer solchen freiwilligen Vorwegnahme seiner Richtung unterliegt nun nicht gar so selten auch dasjenige Ereignis, das uns im Stadium IV die Lage und das strukturelle Vorhandensein der ventralen Medianebene zum ersten Male typisch vor Augen führt: die Schwenkung des unteren Zellenpaares. Wir erinnern uns aus der deskriptiven Einleitung (p. 71), daß die Spindel der Zelle P_1 durchaus nicht immer sogleich in der genauen Vertikalrichtung liegt, sondern häufig und bei manchen Ascarisweibchen sogar fast konstant zu-

nächst einen mehr oder minder ausgesprochenen Winkel mit der Achse bildet. Hierbei hat die vertikale Ebene, die von der schräg gestellten Spindel markiert wird, in vielen, vielleicht den meisten Fällen keinen besonderen typischen Sinn. Es gibt aber Ascarisweibchen, bei deren Eiern die Mehrzahl der schrägen Spindeln von P_1 nicht in einer beliebigen, variabeln Ebene liegt, sondern — die spätere Bewegungsrichtung des ventralen Tochterzellenpaares genau antizipiert! Bei einigen Ascaris, die ich untersuchte, war dieses Verhalten sogar geradezu das typische: mit wenigen Ausnahmen lagen hier alle schrägen Spindeln von P_1 in der ventralen Medianebene. Woran man das erkennen konnte? Nun, zur selben Zeit war ja natürlich die Spindel der oberen Zelle AB fast immer ebenfalls ausgebildet und endgültig eingestellt; da lag denn die obere Spindel mit fast überraschender Genauigkeit senkrecht zu der von der schräggestellten unteren Spindel bezeichneten Vertikalebene (Fig. PP 1 u. 2). Blickte man den Keim von vorne oder hinten an, so daß die mitotische Figur der oberen Zelle in axialer Verkürzung sichtbar wurde, so lag die Spindel der unteren schräg; bei seitlicher Ansicht schien sie genau vertikal zu stehen. Und wenn man das Ei so drehte, daß eine Zelle über der anderen lag, so offenbarte sich beim Fokussieren die kreuzweise Stellung der beiden Spindeln mit besonderer Deutlichkeit. (Vgl. auch M. Nußbaum 1902 p. 662. Ferner Boveri 1888 Taf. IV, Fig. 78, 1899 Taf. XL, Fig. 1.)

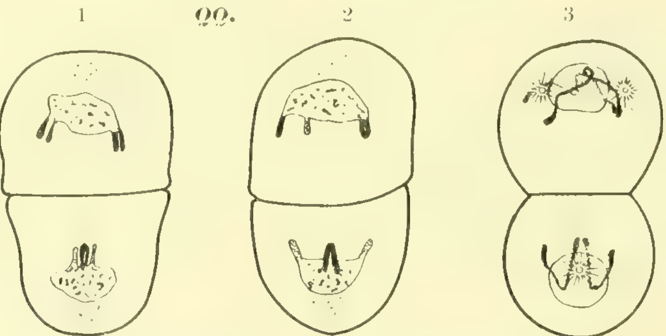


Stadium II in Teilung, nach einem konservierten Präparate. 1. von vorn, 2. von der Seite.

Der Wert dieser ersten Beobachtung für den Fortschritt unserer Analyse ist jedoch geringer, als man zuerst denken möchte. Sie demonstriert ganz hübsch ad oculos, was wir mit Sicherheit bereits erschlossen hatten: daß eine strukturelle Hervorhebung der ventralen Medianebene schon in der Zelle P_1, und zwar mindestens zur Zeit ihrer Teilung, vorhanden war. Aber für unsere eigentliche Frage, das Altersverhältnis der beiden partiellen Medianebenen, erfahren wir immer noch nichts. Natürlich, um die typische Richtung der einen nachweisen zu können, mußte ja allemal die andere gleichfalls schon erkennbar sein. Und so wissen wir denn jetzt, wie früher, daß in der Zeit der neuen Klüftungen die Schwesterzellen AB und P_1 ihre Medianebenen im typischen gegenseitigen Stellungsverhältnisse bereits enthalten; aber noch immer nicht: seit wann.

Weiter ausgedehnte Untersuchung der zweizelligen Stadien lehrte nun, daß es möglich ist, den Zeitpunkt der frühesten Erkennbarkeit beider Medianebenen um noch einen guten Schritt rückwärts hinauszuschieben. In der deskriptiven Einleitung wurde unter den Abarten freiwilliger Richtungsbeziehung (p. 74) auch folgende erwähnt: die ruhenden, abgeflachten Kerne vom Keimbahntypus, besonders diejenigen der Ektodermzellen A und B, zeigen fakultativ, aber ziemlich oft in der Gruppierung ihrer zipfelförmigen, die Enden der Chromosome enthaltenden Fortsätze ein geometrisch einfaches Verhältnis zur Mittelebene des Embryo. Auf Grund der inzwischen gewonnenen Einsicht dürfen wir jetzt sagen: die Keimbahnkerne reagieren gelegentlich auf den Reiz der disym-

metrischen Plasmastrukturen durch bilaterale Einstellung. Nachdem sich nun das Vorhandensein differenzierter Ebenen in beiden Blastomeren des zweizelligen Stadiums ergeben hatte, lag der Gedanke nahe, daß möglicherweise auch diese Ebenen, falls sie etwa schon vor der Klüftungszeit existieren sollten, durch eine fakultative Reaktion der ruhenden Kerne ihre sonst unsichtbare Gegenwart verraten könnten. Diese Vermutung wurde durchaus bestätigt. Zwar schwankt das gegenseitige Lageverhältnis der ruhenden Kerne von AB und P_1, wie so viele andere Nebenerscheinungen der Ascarisontogenese, in weiten Grenzen; zuweilen liegen die beiden, die als Bruderkerne nach Boveris fast immer zutreffender Lehre gleichviel und homogen gruppierte Fortsätze tragen, einander gerade gegenüber, oder die korrespondierenden Zipfel sind um einen beliebigen Winkel — bis zu 180° — gegeneinander verdreht. Aber unverkennbar tritt die vorzugsweise Häufigkeit einer genau kreuzweisen Stellung des oberen und unteren Kernes hervor (Fig. QQ). Und wieder fanden sich Ascarisweibchen, bei deren ganzer Nachkommenschaft eine solche, die Richtung der späteren Spindelstellungen antizipierende Lagerung der beiden Kerne die ausgesprochen typische war.

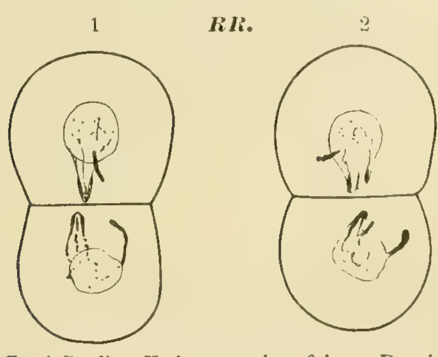


3 Stadien II, nach konservierten Präparaten.

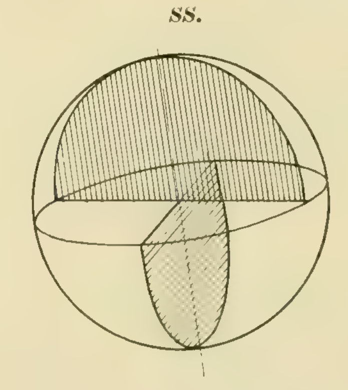
Damit war einwandfrei der Beweis erbracht, daß die Differenzierung der zueinander senkrechten partiellen Medianebenen in AB und P_1 nicht erst zur Zeit ihrer Klüftung, sondern schon lange vorher besteht. Das war neu und einigermaßen interessant; nur bewies es leider immer noch nicht dasjenige, was wir aus ökonomischen Gründen gerne finden möchten: die Priorität einer von beiden Ebenen. — Aber es lag ja auf der Hand, was zur Förderung dieser unserer Angelegenheit jetzt noch geschehen konnte und mußte.

Ich untersuchte eine möglichst große Anzahl von zweizelligen Stadien zur Zeit ihrer Entstehung und fand folgendes. Das von den Autoren gewöhnlich dargestellte Verhalten, wobei die Hälften der Äquatorialplatte mit ihren zum Teil nachhängenden Schleifenenden geradewegs auseinandergehen und sich in diesem selben gegenseitigen Stellungsverhältnisse zu jungen Kernen rekonstruieren, darf sicherlich als das typische betrachtet werden. Auf solche Art mögen die zahlreichen Fälle von durchaus gleichsinniger Lagerung beider ruhenden Kerne entstanden sein. Aber ungemein häufig, bei manchen Ascaris nahezu immer, findet unmittelbar nach vollendeter Durchschnürung oder selbst noch während derselben eine gegenseitige horizontale Verdrehung der jungen Kerne statt. Dann lassen die in Umwandlung zu Kernzipfeln begriffenen Enden der Chromosome

sich nicht mehr, wie früher, bei der Betrachtung von oben zur Deckung bringen, sondern jeder junge Zipfel ist gegen den korrespondierenden des anderen Kernes um einen bestimmten Betrag in horizontaler Richtung vorgerückt. Und noch viel schlagender wird die stattgehabte Drehung dann bewiesen, wenn einzelne besonders lang herabhängende Schleifenenden beiderseits schräg, aber in umgekehrtem Sinne gerichtet sind, als würden biegsame Stränge von zwei in entgegengesetzter Richtung sich fortbewegenden Körpern in einem widerstrebenden Medium nachgezogen (Fig. RR). Auch kommt es gelegentlich vor, daß ein Paar von Schwesterchromosomen mit den äußersten Enden fast noch zusammenhängt, wenn die plasmatische Durchschnürung bereits vollendet und die Rekonstruktion der jungen Kerne im übrigen ziemlich weit vorgeschritten ist; haben sich dann die Kerne gegeneinander gedreht, so erlaubt die daraus resultierende schraubenartige Schiefstellung des durchgehenden Chromatinstranges, den Betrag der horizontalen Verlagerung mit besonderer Deutlichkeit abzulesen. — Da man nun alle möglichen Winkelwerte der Drehung vertreten findet, weitaus am häufigsten aber den von 90°; und da ferner gerade diejenigen Ascaris, bei denen die ausgesprochen kreuzweise Stellung der ruhenden Kerne sozusagen typisch war, auch die kongenitale



Zwei Stadien II, kurz nach erfolgter Durchschnürung.



Obere und untere partielle Medianebene im Ei.

Drehung am regelmäßigsten erkennen ließen, so besteht wohl kein Zweifel, daß die spätere Kreuzung häufig oder immer auf eine bei der Geburt der Zellen vollzogene rechtwinklige Drehung der Kerne zurückgeht.

Hierin aber liegt eine bündige Entscheidung unserer Angelegenheit. Wir erblickten in der Kreuzstellung ruhender Kerne eine „freiwillige" Reaktion auf den Reiz der im Plasma von AB und P_1 differenzierten gekreuzten Medianebenen. Wenn sich nun zeigt, daß die rechtwinklige Drehung der Kerne nicht erst in späterer Zeit, sondern unmittelbar nach der Geburt der Zellen vor sich geht, so müssen die Medianebenen in beiden Zellen und zwar im typischen Stellungsverhältnis schon bei der Geburt vorhanden sein. Also ist keine von ihnen älter als die andere, keine die richtende Ursache der andern. Und was wir aus Gründen der Sparsamkeit nicht eher, als bis es bewiesen war, glauben durften, steht jetzt fest: Das ungeteilte Ei enthält im Augenblicke seiner Mitose beide Ebenen — die obere, dauernd mediane und die untere, zunächst noch transversale, — fertig ausdifferenziert, oder doch alle Ursachen, die ihre sofortige Entstehung in typischer Lage bewirken müssen (Fig. SS).

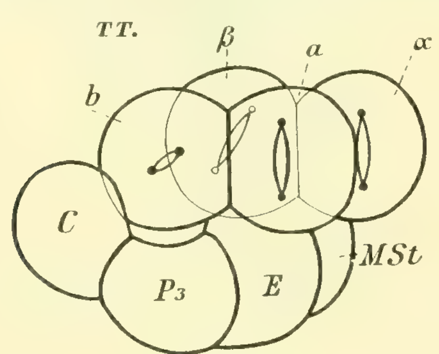
Begnügen wir uns vorderhand mit diesem Ergebnisse. Später, wenn wir eine gewisse Summe weiterer Hilfsmittel gesammelt haben, wird die Analyse nochmals aufzunehmen und fortzuführen sein.

D. Primär-vertikale Teilung.

1.

Die Spindeln der beiden vorderen Ektodermzellen im Stadium VIII, a und *α*, sind am normalen Keim in eine Richtung eingestellt, die wir, auf die primäre Situation der Blastomere bezogen, als „vertikale" bezeichnen konnten: sie liegen in der Schnittlinie der primären Transversal- und Paramedianebene, d. h. der als senkrecht angenommenen Achsenrichtung des Eies parallel.

Zur physiologischen Beurteilung dieser beiden Mitosen liefert die Geschichte der T-Riesen folgende Grundlagen. In sämtlichen Fällen, die eine sichere Identifizierung der Zellen a und *α* überhaupt gestatteten, und die zur Zeit der Mitose selber beobachtet wurden, lagen die Spindeln der beiden Blastomere, wie in der typischen Ontogenesis, parallel zu derjenigen Kontaktfläche, in der die betreffende Zelle mit der zugehörigen hinteren Ektodermzelle zusammenstieß. Da wir von früher wissen, daß diese ursprünglich transversalen Kontaktflächen ihr primäres Stellungsverhältnis an unseren beiden Zellen normalerweise nie



Der auf Tafel III dargestellte T-Riese im Stadium VIII.
Das Ektoderm von rechts gesehen. Schema.

verlieren, und da durchaus kein Grund einzusehen ist, warum bei T-Riesen hiervon abgewichen werden sollte, so ergibt sich zunächst, daß bei allen T-Riesen die Spindeln von a und *α* in die primäre Transversalebene eingestellt werden. In einem Falle, nämlich bei dem Musterriesen des zweiten Typus (Taf. III, Fig. 31) wurde dies besonders klar. Hier war die typisch vorgeschriebene Schiefstellung des rechten und linken Zellenpaares durch die abnormen Bewegungen der ventralen Familie behindert, später sogar völlig ausgeglichen worden, so daß die ektodermale Zellengruppe zur Zeit der neuen Klüftungen einen ebenen Rhombus bildete. Unter solchen Umständen lagen die rückwärtigen Kontaktflächen von a und *α* — auf das Ektoderm allein bezogen — wiederum deskriptiv-transversal (Fig. TT); und ihre Spindeln desgleichen.

Nicht ganz so geschwinde erhalten wir Aufschluß über die endgültige Lage der beiden Spindeln, d. h. über ihr Verhältnis zur primären Mittelebene. Bei T-Riesen ist die Verschiebung des linken und rechten Zellenpaares zumeist noch stärker, als in der normalen Ontogenesis, überdies aber variabel und in ihren Einzelheiten kaum berechenbar;

und da die Lage der Ventralgruppe dem Ektoderm gegenüber ebenfalls atypisch ist, so weiß man im entscheidenden Moment fast nie, wo die primäre Paramedianrichtung der beiden Zellen liegt. Nur in einem Falle bestand hierüber Sicherheit: wiederum bei unserem Musterriesen (Fig. TT). Hier ließ das regelmäßig-horizontale Stellungsverhältnis der vier Ektodermzellen über die Lage der Mittelebene gar keinen Zweifel, und siehe da: die Spindeln von a und α waren nicht nur primär-transversal, sondern zugleich in die Paramedianebene ihrer Zellen, d. h. in primär-vertikale Richtung eingestellt. Allein das Verhalten des Musterriesen war doch in unserer Angelegenheit insofern noch nicht unbedingt beweisend, als gerade hier die endgültig vertikale Orientierung der beiden Spindeln auch auf das Konto paratangentialer Teilungsweise hätte gesetzt werden können; denn die organischen Achsen von a und α lagen nicht schräg, wie sonst, sondern auf Grund der freier gewölbten Zellgestalt horizontal. Dieser Einwand wird zum Glück durch die Beobachtung anderer T-Riesen durchaus beseitigt. Es zeigte sich, daß die Spindeln von a und α unter abnormen Bedingungen ebensowenig an die Paratangentialebene gebunden sind, als in der normalen Entwickelung.

Demnach beweist die Geschichte der T-Riesen, daß auch bei a und α das deskriptive Verhältnis der Spindel zu einem inneren Merkmal, in diesem Falle der primären Vertikalrichtung, beständig ist; — ein Resultat, das freilich in Anbetracht des greifbar primären Charakters gerade dieser deskriptiven Richtungsbeziehung kaum zweifelhaft sein konnte.

2.

Leider enthält die Geschichte der T-Riesen nichts, was geeignet wäre, über die spezielle Beschaffenheit des zur Verwendung kommenden Reizmechanismus und über die Herkunft der betreffenden Strukturen neuen Aufschluß zu geben. Und doch bedarf diese Angelegenheit, nachdem die Grundlagen der genetischen Beurteilung sich inzwischen bedeutend geändert haben, dringend einer Revision.

Wir hatten früher die Hypothese aufgestellt, daß die vertikale Teilungsrichtung von a und α durch gleichzeitiges Vorhandensein einer primär-paramedianen und primär-transversalen Flächendifferenzierung im Plasma der Zellen ermöglicht werde; und zwar sollten diese Strukturen bei der Geburt der Zellen a und α einerseits und ihrer gemeinsamen Mutterzelle andrerseits als Nebenprodukte der mitotischen Plasmadifferenzierung neu entstanden sein. Diese Annahme stellte damals gegenüber der Vorstellung, die Differenzierung der beiden Ebenen sei schon im Ei vorhanden gewesen und sei durch mehrere Klüftungen hindurch auf a und α übergegangen, unbedingt eine Komplikationsersparnis dar. Jetzt aber ist äußerst fraglich geworden, ob jene Hypothese sich nicht durch eine ökonomischere ersetzen läßt. Mit unseren gutgemeinten Versuchen, mitotische und postmitotische Vorgänge innerhalb der Zelle als Erzeuger der benötigten Strukturen heranzuziehen, hatten wir bisher wenig Glück. Andrerseits ist das Bestehen bestimmt gerichteter Strukturen im Plasma des Eies und deren stufenweiser Übergang auf Furchungszellen mittlerweile ein erwiesenes Faktum geworden, so daß wir diese Annahme, falls sie nur sonst ökonomisch ist, nirgends mehr zu scheuen brauchen.

Wir haben erfahren, daß das ungeteilte Ei — wenigstens in seiner oberen Hälfte — eine Struktur besitzt, die es möglich macht, die Medianebene aufzufinden, und daß diese Struktur im Erbgang auf AB und A übertragen wird. Wie hat man sich eigentlich die spezielle Beschaffenheit einer solchen Flächendifferenzierung vorzustellen? — Darüber wurde bisher nichts ausgesagt. Es bieten sich mehrere Möglichkeiten. Die Differenzierung könnte z. B. darin bestehen, daß mitten in den homogenen Zellleib, den Schwerpunkt enthaltend, eine dünne Lamelle von irgendwie differentem Plasma eingelassen wäre. Andrerseits könnte aber auch die ganze Plasmamasse von einem besonderen inneren Gefüge sein, das die betreffende Flächenrichtung, wie Spaltflächen eines Kristalles, nicht nur in der Mitte der Zelle, sondern allenthalben erkennbar werden ließe. Und dieser zweiten Spezialhypothese dürfte wohl, wenn man bedenkt, daß das Plasma ein Schaum ist, und daß in einem regelmäßig aufgebauten Schaumgefüge gewisse sich senkrecht und schräg durchschneidende Systeme von Flächenrichtungen ohne weiteres kenntlich sind, a priori die größere Einfachheit zuzusprechen sein.

Nehmen wir nun erstens an, die vom Ei geerbte „Mediandifferenzierung" der Zelle A sei in der Tat nichts anderes, als eine der Mittelebene parallele „Schichtung" ihres gesamten Plasmaleibes; und diese Struktur erhalte sich auch dann, wenn die Zelle durch eine mediane Scheidewand in ihre beiden Töchter a und α zerfällt; so ist klar, daß unseren beiden Zellen die strukturelle Hervorhebung der Paramedianebene, deren sie bedürfen, fix und fertig bei der Geburt geliefert würde. Zweitens aber enthält das Ei, wie uns bekannt ist, in seiner unteren Hälfte eine Differenzierung der Transversalebene. Denken wir uns auch diese Struktur als eine entsprechende Schichtung der Plasmamasse, und nehmen an — was offenbar sehr wahrscheinlich ist —, daß die Struktur von der unteren auf die obere Hälfte übergreift, so könnten die Zellen a und α außer der paramedianen Differenzierung auch die transversale von ihren Vorfahren erben; und der Bedarf der Zellen an Richtungsmitteln für die Mitose wäre gedeckt.

Ja, noch mehr. Nach den Ergebnissen der Analyse setzt die Spindelstellung der Zellen P_1, EMSt und P_2 das Vorhandensein einer primär-axialen Differenzierung voraus; wobei aus Gründen der Sparsamkeit angenommen wurde, daß die axiale Differenzierung allemal durch die vorausgegangene Mitose neu entstanden sei. Als dann später für die gleichen Zellen das unabhängige Vorhandensein einer ursprünglich transversalen — später medianen — Flächendifferenzierung, die schon im Ei besteht und trotz der Mitosen sich forterbt, festgestellt worden war, verlor die Annahme des mitotischen Ursprungs der axialen Differenzierung, ohne gerade überholt zu sein, doch reichlich die Hälfte ihres ökonomischen Wertes. Und gegenwärtig sind wir sehr bereit, sie völlig preiszugeben. Wir wissen jetzt, daß das Ei zwei präformierte Ebenen enthält, die mediane und die transversale; in ihrer Schnittlinie, der Vertikalachse, liegt die erste Furchungsspindel. Nehmen wir nun an, daß außer der transversalen — was ja erwiesen ist — auch die mediane Differenzierung auf P_1 und deren beide Töchter übergehe, so besitzen alle diese Zellen eine ererbte Struktur, die ihren Spindeln das Auffinden der primären Achsenrichtung ohne weiteres möglich macht.

Diese an sich begründete Neuregulierung der axialen Teilungsart und ihrer Ansprüche an struktureller Vorbereitung offenbart aber ihren ganzen ökonomischen Wert erst dann,

wenn wir sie mit unseren Ergebnissen über die Mitosen von a und α zusammenstellen. Es ist uns geglückt, die Spindelrichtung des Eies, der Blastomere P_1, EMSt, P_2, a und α, deren innere Verwandtschaft deskriptiv nicht eben offensichtlich zu Tage liegt, auf eine und dieselbe Differenzierung des Eiplasma — bei gleicher Reaktionsweise der Spindeln — zurückzuführen.

E. Paratangentiale und in der Richtung der Paratangentialfläche zur Primärachse schiefe Teilung.

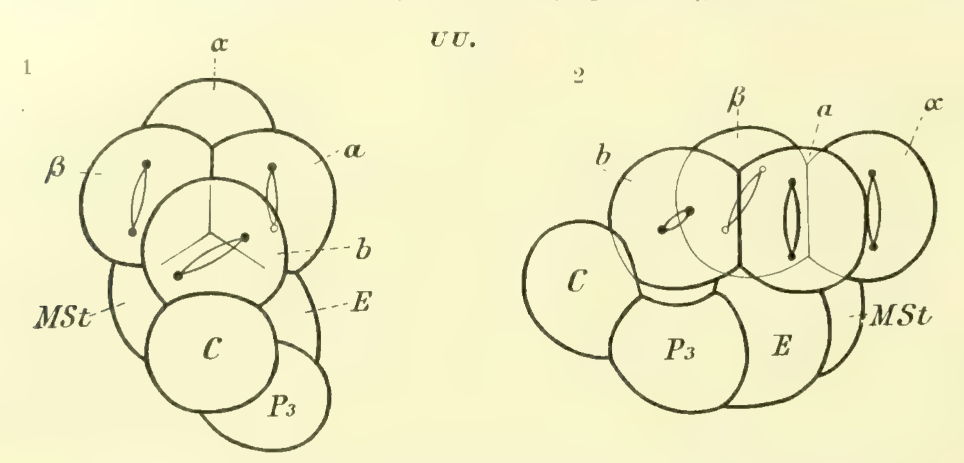
1.

Die paratangentiale und dabei in der Flächenrichtung schiefe Mitose von b und β erforderte vom Standpunkte unserer Haupthypothese aus den höchsten Grad plasmatischer Komplikation. Hier liegen darum die Verhältnisse für die von uns verteidigte Lehre der inneren Richtungsreize — bei deskriptiver Beurteilung — am bedenklichsten. Und wenn irgendwo, so fühlte man sich wohl an dieser Stelle versucht, die Möglichkeit einer ausnahmeweisen Beteiligung von Richtungsreizen aus der Zellumgebung im Notfalle zuzugeben — wenn sich nur absehen ließe, woher denn der orientierende Reiz für diese sonderbaren, haarscharf vorgeschriebenen und doch an allen etwa denkbaren Richtungspunkten der Nachbarschaft vorbeizielenden Spindelstellungen kommen sollte. So gewährt es denn besonderes Interesse zu erfahren, ob auch bei dieser letzten und physiologisch anspruchsvollsten Art von Teilungen das deskriptive Verhältnis der Spindeln zu inneren Richtungsmerkmalen sich als konstant erweisen werde, oder nicht.

Aus technischen Gründen, hauptsächlich wegen der Schwierigkeit, die genaue Lage der beiden Spindeln auch dann festzustellen, wenn atypische Gleit- und Drehbewegungen stattgefunden haben, beschränkt sich leider das analytisch verwendbare Material auf einen einzigen, aber einwandfreien Fall: den Musterriesen des zweiten Typus (Taf. III, Fig. 30 bis 32).

An diesem wertvollen Riesenkeime trat zunächst mit größter Deutlichkeit hervor, daß die Zellen b und β ihre Spindeln paratangential, also quer zur Richtung ihrer gegenwärtigen organischen Achsen stellten (Fig. UU 1 p. 140). Für β, die linke, bedeutete das keine erhebliche Veränderung; ihre Spindel, die in der normalen Entwickelung parallel der Medianebene liegt, wurde nur um eine Kleinigkeit nach oben-einwärts abgelenkt. Um so ausgesprochener war die Abnormität der Spindelstellung, die für die Zelle b aus ihrer paratangentialen Teilungsweise erwachsen mußte. Am regulären Embryo nimmt diese Zelle, umringt von nicht weniger als fünf Nachbarinnen, die rechte Flanke ein, und ihre organische Achse zeigt ziemlich genau lateral. Bei unserem T-Riesen aber lag die Zelle nahezu frei; und da sie die rückwärtige Spitze der rhombisch geordneten Ektodermgruppe bildete, so war zur kritischen Zeit ihre organische Achse schräg nach hinten gekehrt, gerade auf die Schwanzzelle zu, die sich durch seltsame Bewegungsvorgänge von ihrer weit entfernten Anfangsstellung in diese Nachbarschaft begeben hatte. Als nun die Teilung der Zelle b senkrecht zu ihrer organischen Achse vor sich ging, erhielt das Tochterzellenpaar eine quere, von der normalen durchaus verschiedene Lagerung, die das Schicksal, von der andrängenden Schwanzzelle in der Mitte durchschnitten zu werden, förmlich herausforderte.

Nun aber die zweite und wichtigere Frage: wie waren die Spindeln von b und β innerhalb der Paratangentialebene orientiert? — Man sah auf den ersten Blick, daß die „spezielle“ Spindelrichtung von β der typischen Vorschrift insofern zum mindesten nahe kam, als sie schräg nach vorn und oben zeigte. Der Winkel, den die Spindel mit der vorderen Kontaktfläche bildete, war ähnlich steil, wie in der normalen Entwickelung. Und bei gewisser Perspektive, wenn nämlich der Embryo derartig von der Seite angesehen wurde, daß sowohl die Kontaktfläche β|α, als auch die von den vier Ektodermzellen gebildete Ebene in linearer Verkürzung erschienen (Fig. UU 2), wurde der Winkel dem



Der auf Taf. III dargestellte T-Riese im Stadium VIII. 1. schräg von hinten und oben, 2. von rechts gesehen. Schemata.

typischen gleich. Hieraus ergibt sich, daß die durch die Veränderung der organischen Achse bedingte Ablenkung der Spindel längs einer schiefen Ebene stattgefunden hatte, die bei der angegebenen Aufstellungsweise des Riesenkeimes ebenfalls genau auf den Beschauer zu gerichtet war. Versuchen wir, diese „Drehungsebene“ der Spindel, die für die physiologische Beurteilung offenbar von größter Wichtigkeit ist, genauer zu bestimmen. Mit der gewaltsamen Rückdrängung aller Ektodermzellen in eine einzige Ebene zeigt sich an unserem Riesen ein Experiment — wenigstens zum Teil — verwirklicht, das wir früher einmal, um die normale Spindelstellung von a und α besser begreifen zu können, in Gedanken unternommen hatten: die ursprüngliche „Horizontalebene“, in der alle vier Ektodermzellen bei der Geburt gelegen sind, war wiederhergestellt, die Kontaktflächen β|α und b|a lagen — wenn auch gegeneinander verschoben — wiederum transversal, und wenn man jetzt in der Richtung aller dieser Flächen blickte, so sah man natürlich senkrecht auf die ektodermale Medianebene. Da nun gleichzeitig mit der Kontaktfläche auch die „Drehungsebene“ der Spindel von β in Linearverkürzung erscheint, so muß auch diese Fläche senkrecht zur Mediane stehen. Dann aber ist klar, daß unsere Drehungsebene die primäre Achse der Zelle β enthält. Und jetzt erkennen wir deutlich, was geschehen ist. Sowohl in der typischen Ontogenesis, als bei dem T-Riesen liegt die Spindel von β in einer Ebene, die auch die Primärachse aufnimmt und die einen bestimmten schiefen Winkel mit der primären Transversalebene bildet. In Bezug auf diese Ebene ist die Spindelstellung von β bei unserem Riesen typisch gewesen.

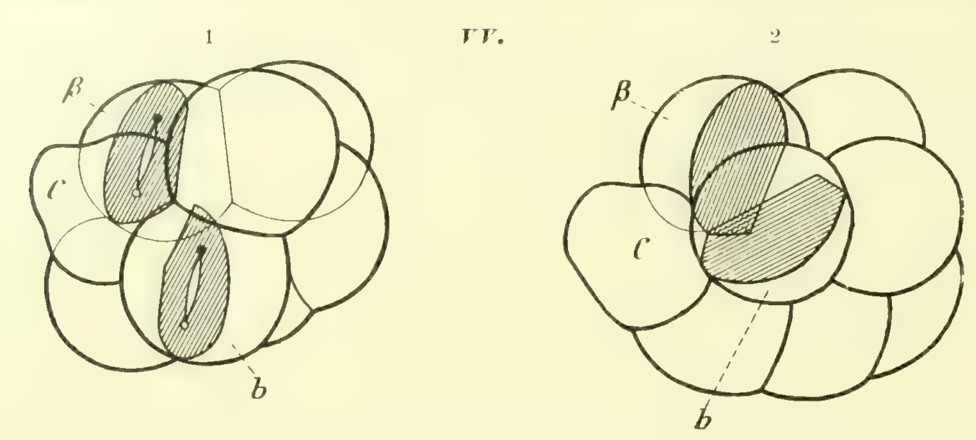
Untersuchen wir nunmehr die Teilung der in Form und Lage weit intensiver veränderten Zelle b, so finden wir trotz der entstandenen großen Differenz der Paratangentialebenen doch ohne Mühe die gleiche Gesetzmäßigkeit. In der Richtung der Primärachse angesehen (Fig. UU 2), erscheint die Spindel von b sehr stark verkürzt; aber ihre Richtung gegen die transversal gestellte vordere Kontaktfläche ist genau die typische. Auch hier hat also die Spindel sich über einer Ebene „gedreht", in der die primäre Achse gelegen ist, und die unter einem typischen Winkel die Transversalebene durchschneidet.

Zweierlei ist hiermit festgestellt. Erstens als Hauptergebnis, die abermalige Stichhaltigkeit unserer Hypothese der inneren Reizbeziehungen: auch die schiefen Mitosen von b und β behalten bei T-Riesen das typische Verhältnis zu einer inneren Richtung bei. Und zweitens haben wir über die spezielle Art des Reizmechanismus, den wir den beiden Zellen vom Standpunkte der Hypothese aus mindestens zugestehen müssen, einen Aufschluß erreicht. Überlassen wir wiederum die Verantwortung für eine Ebene von Möglichkeiten dem wohlfeilen Prinzipe der paratangentialen Teilungsweise, so braucht im Plasma von b und β nur noch die betreffende schiefe „Drehungsebene" auf irgend eine Art strukturell hervorgehoben zu sein: wenn dann die Spindeln gezwungen wären, einerseits in der fixierten Drehungsebene, andrerseits quer zur jeweiligen organischen Achse ihrer Zelle Stellung zu nehmen, so wäre ihr Verhalten am normalen Embryo wie an unserem T-Riesen zureichend erklärt.

2.

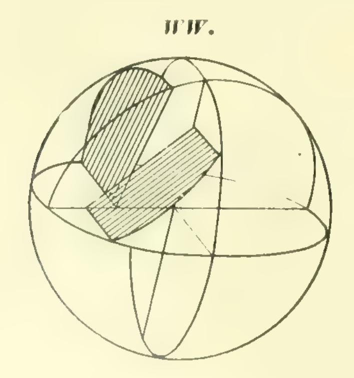
Nun aber harrt noch eine wichtige Frage der Erledigung: woher kommen die beiden schiefen Ebenen? Wir haben jetzt Übung genug, um rasch zu überblicken, daß die schiefe Differenzierungsebene von b und β keinesfalls durch die Begleitvorgänge irgendwelcher früheren Mitosen erzeugt worden sein kann, denn in der genealogischen Vorgeschichte unserer Zellen finden sich transversale, longitudinale, vertikale, aber niemals schiefe Spindelstellungen. Eben so sicher hat auch die „Aufrichtung" der organischen Achsen von b und β nichts mit der Entstehung der fraglichen Struktur zu tun: sonst hätten ja bei unserem T-Riesen, wo in beiden Zellen die Bewegungsart und endgültige Lagerung der Sphären eine durchaus abnorme war, atypisch gestellte „Drehungsebenen" resultieren müssen. Ferner sind nach früheren Darlegungen sowohl innere, vom Kern ausgehende, als auch aus der äußeren Zellumgebung stammende Richtungsursachen nicht acceptabel. Insbesondere wird der auf Grund des rein normalen Verhaltens vielleicht naheliegende Gedanke, es könnte zwischen den Zellen b und β irgend ein unentbehrlicher gegenseitiger Einfluß wirksam sein, der die auffällige Parallelstellung der linken und rechten Drehungsebene und so auch der beiderseitigen Spindeln (Fig. EE, p. 106) zu stande brächte, durch unseren T-Riesen völlig widerlegt. Denn hier lagen Spindeln wie Drehungsebenen von b und β in hohem Grade schief zueinander, was doch nicht hinderte, daß jede für sich — in dem jetzt erkannten Sinne — typisch war. Übrigens kommen wir in einem späteren Kapitel auf den normalen Parallelismus der beiden Spindeln zurück; wobei die seltsame Erscheinung, die hier eine so nebensächliche Rolle spielte, ihren eigentlichen Sinn offenbaren und uns zu wertvollen Aufschlüssen verhelfen wird.

Wenn also die schiefgerichtete plasmatische Struktur der Zellen b und β weder in ihnen selbst, noch in einer der genealogisch vorausgegangenen Furchungszellen neu entstanden ist, so bleibt nur die Annahme übrig, daß beide schiefe Ebenen schon im Ei — spätestens zur Zeit seiner Teilung — vorhanden waren und auf b und β



1. Das typische Stadium VIII von rechts, doch etwas schräg von oben und hinten gesehen. Die Drehungsebene von b und β schraffiert. 2. Dasselbe nach Herstellung des primären Verhältnisses der 4 Ektodermzellen.

im Erbgange übertragen worden sind. Aber wie lagen die Ebenen im Ei? Um uns das klar zu machen, verwenden wir den früheren Kunstgriff wieder: wir denken uns b und β auf die gleiche Weise, in der sie in ihre typische Endstellung gelangt sind, d. h. unter Wahrung ihres primären Kontaktverhältnisses zu der betreffenden vorderen Ektodermzelle, in ihre horizontal-quadratische Anfangslage zurückgeführt (Fig. VV 2). Die beiden Ebenen liegen jetzt nicht mehr parallel, sondern schief zueinander, denn sie bilden ja mit den vorderen Kontaktflächen, die rein transversal gerichtet sind, die typischen, beiderseits ver-



Das Ei mit den schiefen Drehungsebenen der Spindeln von b und β, von rechts, doch etwas schräg von oben und hinten gesehen.

schiedenen Winkel. Außerdem steht jede für sich, weil sie die primäre Achse ihrer Zelle enthält, senkrecht auf der Medianebene. Und gerade so wie hier muß die Lage der beiden Drehungsebenen vor der Mitose in der Mutterzelle B gewesen sein. Da nun in der vorausgegangenen Familiengeschichte von B bis zum Ei hinunter keinerlei Ortsveränderung passiert, so entspricht auch die zuletzt berechnete Richtung unserer Ebenen unmittelbar ihrer Lage im Ei (Fig. WW).

IV. Zusammenfassung und Abschluss.

1.

Das zu Gebote stehende Material ist nun durchgearbeitet. Es hat sich herausgestellt, daß bei sämtlichen Teilungen bis zu denen des achtzelligen Stadiums inklusive, d. h. in allen Fällen, die einer exakten kausalen Prüfung überhaupt zugänglich waren, die normal-deskriptive Beziehung der Spindel zu irgend einer inneren — linearen oder flächenhaften — Richtung konstant ist. Und damit stehen wir vor der Möglichkeit, unser Urteil über die Physiologie der Teilungsrichtung in diesen Zellen endgültig abzugeben.

Folgendes war der bisherige Gang der Analyse. Eine Musterung des deskriptiven Herganges im allgemeinen ergab zunächst, daß das eigentliche Substrat der typisch gerichteten Teilungsweise, der Gegenstand, an dem ihre Kausalität sich vollständig und ausnahmelos abspielt, die fertig formierte Spindel samt Zentren und Äquatorialplatte ist. Hierauf wurde geprüft, ob die Einstellung der Spindel in eine typische Richtung etwa rein passiv durch mechanische Faktoren bewirkt werde, oder nicht; — wir erkannten den Vorgang mit Sicherheit als einen physiologischen, als eine aktive Leistung der zur mitotischen Figur vereinigten Gebilde. Nachdem dies entschieden war, erhob sich die Frage, welcher Art die äußeren Orientierungsmittel sind, deren die aktiv bewegliche Spindel sich offenbar bedienen muß, um die ihr vorgeschriebene Richtung aufzufinden. Und die Verfolgung dieses wichtigen Problems zwang uns zu einem langwierigen, aber doch nicht langweiligen Verfahren. Die Eigentümlichkeit unseres analytischen Materiales, der T-Riesen, ließ nämlich voraussehen, daß wir im Einzelfalle nicht imstande sein würden, unmittelbar zu entscheiden, welche von den zahllosen deskriptiven Richtungsbeziehungen der betreffenden Spindel die wirklich kausale sei; denn durch die atypische Verlagerung der Blastomere mußte zwar der Kreis der in Betracht kommenden möglichen Reizlieferanten eingeschränkt werden, aber doch nicht so, daß allemal nur ein einziger übrig bliebe. Um tiefer einzudringen, stellten wir daher eine Arbeitshypothese auf. Wir sagten uns, daß sehr wahrscheinlich eine und dieselbe Sorte von Richtungsreizen in sämtlichen Fällen Verwendung finden werde. Sollte nun die Prüfung aller überhaupt analysierbaren Mitosen das Resultat ergeben, daß eine bestimmte Kategorie von Richtungsbeziehungen, während die anderen schwanken, in sämtlichen Fällen beständig bleibt, so würde mit hoher Wahrscheinlichkeit diese eine als die durchweg kausale anzusprechen sein. Nun haben wir nach einer Reihe mißlungener Versuche in den „inneren Richtungsverhältnissen" die unter allen Umständen konstante Beziehung, deren Existenz wir ahnten, in der Tat aufgedeckt. Und damit wäre ja der angestrebte Indizienbeweis bereits in unseren Händen. Aber die Analyse ergab mehr als dies. In einer kleinen Zahl von Fällen, nämlich bei EMSt und dem Schwesternpaare A und B, gewährte der glückliche Umstand, daß die betreffenden Spindeln gelegentlich aller ihrer deskriptiven Richtungsbeziehungen verlustig gingen außer der internen, die Möglichkeit, das Vorhandensein innerer Reizmechanismen für diese Einzelfälle direkt und einwandfrei zu beweisen.

Nimmt man noch die schon früher hervorgehobene Tatsache hinzu, daß auch die Spindel des kugelrunden Eies ohne jeden Zweifel in eine strukturell präformierte, in diesem Falle sogar dem Auge erkennbare Achsenrichtung zu liegen kommt, so handelt es sich kaum mehr um Wahrscheinlichkeit, sondern um nahezu völlige Sicherheit, wenn wir jetzt endgültig behaupten:

Die Spindeln aller von uns analysierten Furchungszellen bewerkstelligen ihre typische Orientierung mit Hilfe innerer, d. h. in der Zelle gelegener Richtungsreize. Die benachbarten Keimbezirke tragen hierzu entweder gar nichts bei, oder — in einer gewissen Klasse von Zellen — nur insofern, als die Lage der Paratangentialebene, darin die Spindel liegt, von der Konfiguration der Umgebung abhängig ist. Das Vorhandensein der typischen Nachbarschaft oder eines Teiles derselben stellt — außer in dem eben genannten Sinne — auch keine Vorbedingung des regelrechten Verhaltens dar. Jede einzelne von unseren Zellen würde im Zustand gänzlicher Isolation, daran zweifle ich nicht, das typische Verhältnis zwischen Spindel und innerem Gerichtetsein fehlerlos zur Ausführung bringen.

2.

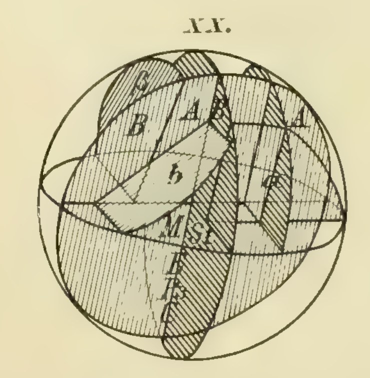
Jetzt aber verlangt die Frage nach dem Geltungsbereich dieser Sätze innerhalb der ganzen Ascarisontogenese dringend eine Erörterung; denn wie das analysierbare Material, so reichen auch die Schlüsse, die wir daraus gezogen haben, zunächst nur vom Ei bis zu den Teilungen des achtzelligen Stadiums. Nun ist offenbar äußerst wahrscheinlich, daß die interne Reizphysiologie der Spindelstellungen mit der letzten analysierten Stufe nicht etwa ihr Ende findet, sondern unvermindert auch für die Klüftungsperiode des sechzehnzelligen Embryo, dann weiter für die nächstfolgende, und überhaupt für alle diejenigen Mitosen gilt, die an eine typische, genau vorgeschriebene Richtung gebunden sind. Ob aber bis an das letzte Ende der Ontogenesis? Das möchte ich doch nicht unterschreiben. Boveri und ich selbst haben zwar gezeigt, daß die Spindelstellungen bis in ziemlich hohe Stadien der normalen Entwickelung durchweg geregelt sind, — auch im primären Ektoderm, das schon auf seiner vierundsechzigzelligen Stufe aussieht, wie ein gleichartiges, sich regellos vermehrendes Epithel; und Müller (1903) hat für gewisse Bezirke des Embryo noch bis zu einer viel höheren Stufe regelmäßige Teilungsrichtungen nachgewiesen. Aber ich halte doch für wahrscheinlich, daß diese Vorschriftsmäßigkeit zuletzt, wenigstens in denjenigen Organen, die ihren Zellbestand zeitlebens vermehren, ein Ende findet, einfach weil sie zwecklos wird. Vermutlich sind die Spindelstellungen der über eine gewisse Stufe hinaus herangewachsenen Darmwand nur noch für die zwei Dimensionen der Epithelfläche geregelt, wozu die paratangentiale Teilungsart ohne jeden inneren Reiz genügen würde. Die Teilungsrichtungen innerhalb des Keimfaches sind vielleicht ganz und gar dem Zufall anheimgestellt. — So treffen wir denn gewiß das Richtige, wenn wir von jetzt an annehmen, daß die internen Reizmechanismen der Spindelstellung für alle Mitosen der eigentlichen Entwickelung obligatorisch sind; daß sie aber jenseits dieser Grenze, soweit die Zellvermehrung überhaupt ihren Fortgang nimmt, allmählich verschwinden; es tritt dann an Stelle der überflüssig gewordenen dreidimensional geregelten Spindelrichtungen ungeregelte oder rein paratangentiale Teilungsweise.

3.

Technische Gründe bestimmten uns, in die Erörterung der jetzt abgeschlossenen Hauptangelegenheit zugleich die Spezialfrage zu verweben, wie denn im einzelnen die inneren Reizmechanismen — falls solche vorhanden sind — beschaffen sein müßten. Wir konstruierten uns, zunächst rein auf Grund der normalen Verhältnisse, für jede Teilung ein Bild derjenigen inneren Struktur, die imstande wäre, die typische Stellung der betreffenden Spindel bei größtmöglicher Einfachheit in anatomischer und ontogenetischer Hinsicht zu garantieren. Hierzu gehörte vor allem, daß das anspruchslose Prinzip der paratangentialen Teilungsweise, soweit es anging, als mitbestimmender Faktor verwendet wurde, und zweitens, daß wir nach Möglichkeit versuchten, typisch gerichtete innere Ereignisse aus der Vorgeschichte der Zelle, nämlich vorausgegangene Mitosen und die Bewegungen der organischen Achsen, als Entstehungsgründe der benötigten Struktur heranzuziehen.

Die Analyse der abnormen Ascariskeime hat dann diese Apriori-Schemata nur zum Teil bestätigt. Daß die Paratangentialteilung als ein kausaler Faktor anzusehen sei, blieb zwar für viele Fälle bestehen. Aber andererseits erwies sich die ökonomische Hoffnung, das

XX.



Übersicht über die bisher erschlossenen Differenzierungen im Ei, von rechts, doch etwas schräg von hinten und oben gesehen. Mediane Schichten sind „vertikal", quere „horizontal" schraffiert.

Auftreten der inneren plasmatischen Differenzierungen auf ohnehin vorhandene, typisch gerichtete Antezedentien der Zelle zurückführen zu können, als eine vergebliche. Es blieb nur die Annahme übrig, daß die Strukturen bereits im ungeteilten Ei um die Zeit der ersten Klüftung vorhanden sind und im Erbgange Schritt für Schritt auf die einzelnen Blastomere übertragen werden. So erschlossen wir endlich für das zur Teilung reife Ei folgende innere Beschaffenheit (Fig. XX). Im Plasma des Eikörpers sind zwei aufrechtstehende, einander rechtwinklig schneidende „Schichtsysteme" ausgebildet, das eine der medianen, das andere der transversalen Ebene parallel, die auf die folgenden Generationen erblich übertragen werden. Die axiale Schnittlinie beider Ebenen, in der schon die erste Furchungsspindel gelegen ist, liefert demnächst den Richtungsreiz für die Zellen P_1, EMSt und P_2. Ferner bewirken zwei seitliche Schnittlinien der gekreuzten Schichtsysteme die Orientierung der primär vertikal, aber nicht axial gestellten Spindeln von a und α. Im Bereich der unteren Keimeshälfte kommt der transversalen Differenzierung noch eine spezielle Rolle zu: nachdem sie im vierzelligen Stadium durch die bekannte Schwenkung median geworden ist, ermöglicht sie eine Stufe später die paratangential-gleichsinnigen Mitosen von E und P_3 und die queren von MSt und der Schwanzzelle C. In der oberen Hälfte wird die mediane Ebene gebraucht, um die (im übrigen paratangentiale) Spindelstellung von AB und die transversale

ihrer beiden Töchter A und B zu erklären. Nur für die schiefe, links und rechts verschiedene Teilungsweise der Zellen b und β mußte eine besondere Vermehrung der Eikomplikation in Gestalt entsprechend geneigter Strukturen zugestanden werden.

Der Bauplan, den wir hier auf Grund einer bestimmten Summe von Tatsachen und nur für diese entworfen haben, entfernt sich ganz gewiß bedeutend von der Wirklichkeit. Er soll ja natürlich nichts anderes sein, als ein Schema, das geometrisch veranschaulicht, welche Richtungen in den einzelnen Bezirken des Eies strukturell markiert sein müssen, — ohne der Frage näher zu treten, wie dies geschieht.

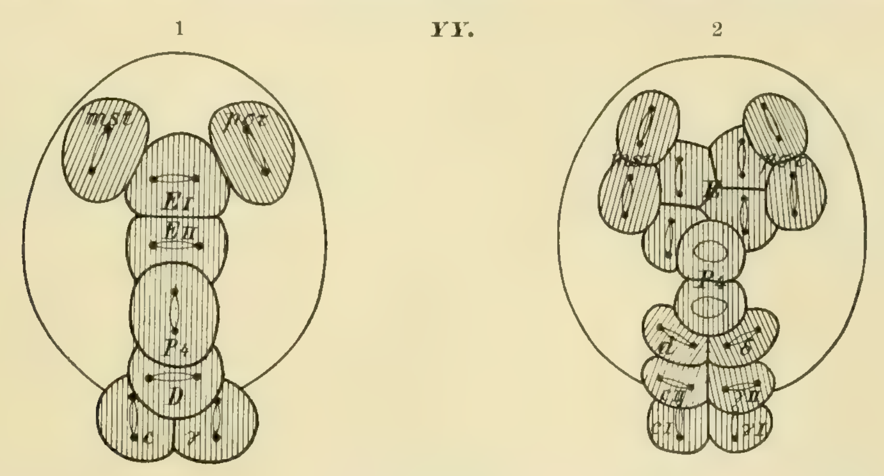
Doch auch in geometrischer Hinsicht ist unser Schema nur ein Provisorium. Wir haben, als wir die sparsamsten Reizmechanismen für alle einzelnen Mitosen berechneten, den gegenwärtigen Stand unserer Tatsachenkenntnis zu Grunde gelegt: also können wir durch neue Erfahrungen zur Annahme anderer Mechanismen und anderer Plasmastrukturen gezwungen werden. Wenn sich z. B. zeigen sollte, daß unsere — bis jetzt wohl berechtigte — Voraussetzung, die einzelnen Spindeln könnten auf Grund besonderer Reaktionsfähigkeit bald in der Richtung einer differenzierten Ebene, bald senkrecht zu ihr Stellung nehmen, unzulässig ist, indem vielmehr sämtliche Spindeln sich hierin gleich verhalten, so reichten die von uns angenommenen Strukturen schon nicht mehr aus: in der unteren Eihälfte müßten entweder für die transversalen Spindeln von MSt und C, oder für die longitudinalen von E und P_3 besondere, „horizontal“ gerichtete Differenzierungen vorhanden sein. Auch in der oberen Hälfte würde, falls etwa sämtliche Spindeln in die Richtung der betreffenden Strukturen zu liegen kämen, für die Teilung der Zelle B eine transversale, bis jetzt nicht erforderliche Ebene gebraucht, und so fort. Ich glaube aber nicht, daß solche Korrekturen jemals zu einer Vereinfachung des von uns angenommenen Eibaues führen könnten. Unser Schema stellt also wohl das Mindestmaß benötigter Komplikationen dar.

4.

Auf der anderen Seite scheint bei flüchtiger Betrachtung sogar sicher zu sein, daß dem entworfenen Bauplane, der nur Mitosen bis inklusive des achtzelligen Stadiums berücksichtigt, durch die Heranziehung der späteren Teilungsstufen eine sehr starke Vermehrung seiner Einzelstrukturen bevorsteht. Wenn doch nach unserer eben erst gewonnenen Überzeugung in sämtlichen Klüftungsperioden der Ontogenese die typischen, nach allen Richtungen des Raumes geordneten Spindelstellungen von inneren Reizmechanismen vollzogen werden; und wenn in allen diesen Fällen — wie fast als sicher vorausgesetzt werden darf — die benötigten Strukturen ebenfalls schon im Plasma des Eies vorhanden sind; — wird dann nicht das Ei zu einem äußerst komplizierten Mosaik kreuz und quer und schief unter allerhand Winkeln gestellter, typisch angeordneter Differenzierungen?

Der üble, für unsere Lehre nachteilige Eindruck, den diese Überlegung erwecken muß, vermindert und verliert sich bei genauerem Zusehen. Zunächst liegen die Dinge in der ventralen Keimeshälfte, wo bis zum Stadium VIII mit einer einzigen, ursprünglich transversal gestellten Ebene auszukommen war, auch fernerhin günstig. Wie die schematische Übersicht Fig. YY I erkennen läßt, stellen sich in der nächstfolgenden, vierten Klüftungsperiode der Ventralfamilie die Spindeln von F I und E II, P_4 und D wiederum ge-

nau transversal und longitudinal, so daß sie außer der vorhandenen Mediandifferenzierung gar keine neuen Strukturen erfordern würden. In c und γ sind allerdings die Spindeln dem Bereich der Medianebene entrückt und können darum durch eine rein mediane Differenzierung auch nicht geleitet sein; dafür aber liegen sie der Mittelebene beiderseits parallel. Und für die links und rechts auseinandergedrängten Töchter von MSt gilt, wenn man eine geringe, vermutlich mit der Dislokation verbundene Drehung in Anrechnung bringt, das gleiche. Unter solchen Umständen ist die Forderung nicht zu umgehen, daß das Ei in seiner ventralen Hälfte links und rechts von der strukturell hervorgehobenen „Medianebene" noch weitere, parallel zu jener gerichtete Flächenstrukturen für unsere vier Zellen bereit hält. Allein darin liegt nicht notwendig eine Belastung mit neuer Komplikation. Stellen wir

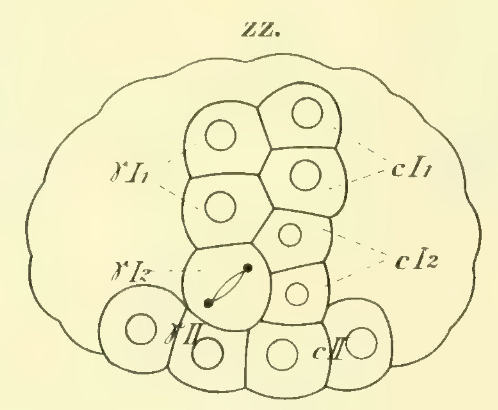


Spindelstellungen bei der vierten und fünften Klüftung der Ventralfamilie. Stark schematisiert.

uns nämlich die „mediane" (in Wirklichkeit transversale) Differenzierungsart der unteren Eihälfte jetzt im speziellen als eine entsprechend gerichtete parallele Schichtung vor — eine naheliegende Hypothese, die oben bereits zur Erklärung der Spindelstellung von a und α gefordert wurde, — so deckt die früher zugestandene Struktur des Eies zugleich den Bedarf der seitlich gelagerten Töchterpaare von MSt und C. Denn jede Tochterzelle erhielte ja bei ihrer Geburt als Erbteil eine geschichtete, der Medianebene ursprünglich parallele Differenzierung ihres Plasmaleibes, die den Richtungsreiz für gleichsinnige oder quere Mitosen liefern könnte. Und somit hätten wir sämtliche Spindelstellungen der achtzelligen Ventralfamilie erklärt, ohne die Komplikation unseres früheren Bauplanes überhaupt zu erhöhen. Kaum anders liegen die Dinge bei der hiernach folgenden fünften Klüftung der unteren Zellfamilie (Fig. YY 2). Zwar nimmt die Mehrzahl der neuen Spindeln eine zur Mittelebene etwas geneigte Stellung ein; wenn man aber bedenkt, daß alle betreffenden Zellen seit ihrer Geburt gewisse leichte Verschiebungen erlitten haben, so scheint die Zurückführung der vorkommenden Aberrationen auf vorausgegangene Drehungen der Zellen wiederum so ungezwungen, daß mit genügender Sicherheit auch diesmal behauptet werden darf: alle Spindeln liegen entweder in der Richtung der parallel-geschichteten Struktur, oder senkrecht zu derselben; wonach auch diese ganze neue Teilungsstufe keinerlei über unseren früheren Plan hinausgehende Komplikation des Eies erfordern würde.

Mit fortschreitender Ontogenese wird freilich die Beurteilung infolge der wachsenden Unklarheit über die Details der Zellverschiebungen immer schwieriger, teilweise so gut wie aussichtslos. Dennoch lauten auch fernerhin alle zuverlässigen Ergebnisse, die überhaupt zu erlangen sind — mit einer einzigen Ausnahme —, günstig. Zunächst erkennt man leicht, daß am kaudalen Ende der Familie die überlieferte winkelrechte Teilungsart noch über einige Stufen unvermindert weitergeht. Aus den Zellen cI1 und γI1, die nach dem fünften Teilungsschritte den rückwärtigen Abschluß der Gesellschaft bildeten, entsteht durch lauter der Mittelebene parallel gerichtete Mitosen jene achtzellige, wie ein schmales Band auf den Rücken hinaufreichende „Doppelreihe", die ich früher (1896a p. 93) beschrieben habe. Zweitens liegen auch im Schlund-Mesoderm die Spindeln mindestens noch beim nächsten, vermutlich auch bei weiteren Teilungsschritten (vgl. Müller 1903, Taf. I, Fig. 2—4) der primären „Medianstruktur" ihrer Zellen parallel: wenn man alle mechanisch oder sonstwie bedingten Verschiebungen dieser Zellen ausschalten könnte, so bildete wohl links und rechts die ganze Deszendenz von mst und μστ je eine einfache, gerade Zellenreihe. — Für die fernere Klüftung der Gruppen d und δ, cII und γII, die sich beide bogenförmig um die Geschlechtsanlage herum gruppieren und immer in der Richtung des Bogens weiterteilen, gilt ungefähr das gleiche.

ZZ.



Teilung von cI2 und γI2, von hinten gesehen, schematisch nach Müller.

So taucht denn wohl der Gedanke an die verlockende Möglichkeit auf, die Spindelstellungen der Ventralfamilie samt und sonders durch die vom Ei ererbte, von Zelle zu Zelle weitergegebene paramediane Plasmaschichtung erklären zu können; aber durch eine einzige, in mehrfacher Hinsicht sonderbare Mitose wird Eintracht und Symmetrie aufs gröblichste gestört. Eine Urenkelin der Schwanzzelle C, nämlich das linke „Mikromer" γI2, stellt ihre Spindel nach Müllers (1903 p. 11) interessanter Entdeckung unter etwa 45° schief gegen die Mittelebene (Fig. ZZ), was um so auffallender ist, als die Mitose der neben ihr liegenden, in Stellung und Größe genau übereinstimmenden Cousine zweiten Grades cI2 in durchaus winkelrechter Weise vollzogen wird. Die Ausrede, daß die Schiefstellung der Spindel durch eine vorher eingetretene Achteldrehung der Zelle verschuldet sei, trifft diesmal nicht zu; denn unsere Zelle, die wie ihre Schwester γI1 und überhaupt ihre ganze Nachbarschaft seit der letzten Klüftung in Ruhe liegen geblieben ist, hatte zu unkontrollierten Drehungen weder Grund noch Gelegenheit. Also handelt es sich

ganz bestimmt um eine Spindel, die nach Art der Ektodermzellen b und β mit der Primärachse einen (in der Flächenrichtung) schiefen Winkel bildet. Wenn nun für unsere Zelle die analytischen Ergebnisse, die wir an jüngeren Stadien gewonnen haben, noch gültig sind — und ich wüßte nicht, warum man hieran zweifeln sollte —: wenn also weder Kern und Sphäre der Zelle von innen heraus die schiefe Richtung der Spindel herbeigeführt haben, noch auch ein äußerer, d. h. aus der Zellumgebung stammender Reiz für die typische Einstellung in Frage kommt; und wenn endlich auch in der Zelle selber typisch gerichtete Plasmastrukturen, die den Richtungsreiz für die schiefe Mitose liefern könnten, nicht nachträglich mit Hilfe äußerer Orientierungsmittel entstanden sind, — so gilt eben für γI_2 trotz der Länge ihrer Genealogie dasselbe, wie für die früheren, exakt analysierten Fälle: *schon im Ei muß ihre schiefe Spindelstellung durch eine entsprechend gerichtete und lokalisierte Struktur vertreten sein.*

Dies aber wäre, soweit die jetzige Kenntnis reicht, die *einzige* Veränderung unseres schematischen Differenzierungsplanes, zu der uns die Ausdehnung der Theorie auf *alle* Spindelstellungen der Ventralfamilie zwingen könnte. Und so darf denn behauptet werden, daß der erweiterte Geltungsbereich, statt durch ein übermäßiges Anwachsen der erforderlichen Komplikation die von uns angenommenen inneren Reizmechanismen zu diskreditieren, im Gegenteil ihre Wahrscheinlichkeit erhöht, indem eine fast überraschend große Zahl von Spindelstellungen durch sie eine leichte und einheitliche Erklärung findet.

Wie aber verhält sich hierin *die obere Hälfte des Keimes, das primäre Ektoderm*? Wir wissen aus der deskriptiven Entwickelungsgeschichte, daß die Spindeln dieser Familie, die schon im Stadium VIII zu einer erheblichen strukturellen Belastung der oberen Eihälfte gezwungen hatten, auch fernerhin zumeist unregelmäßig, links und rechts vielfach verschieden gerichtet sind. Und wenn jede von diesen Richtungen, so wie sie bei der Mitose liegt, im Ei eine gleich gestellte Struktur voraussetzen würde, so stände es um den Komplikationsetat der dorsalen Eihälfte freilich schlimm. Allein der größeren Mannigfaltigkeit der Spindelstellungen im primären Ektoderm entspricht auch eine viel intensivere, asymmetrische *Beweglichkeit* der Blastomere. Die Zellverschiebungen in dieser Familie sind so groß und allgemein, und ihre Details so schwer zu beurteilen, daß ich, wie ich schon früher sagte, über das Stadium VIII hinaus mich nicht getrauen würde, für die Mehrzahl der in Teilung tretenden Zellen auch nur die Richtung der primären Achse sicher anzugeben; geschweige denn etwa bestimmen zu wollen, wie die Struktur einer Zelle ehedem, als sie noch einen Teil des Eikörpers bildete, gelagert war.

Unter solchen Umständen darf die Frage, ob die Ausdehnung der Theorie auf alle typisch gerichteten Mitosen des primären Ektoderms eine Vermehrung der früher von uns erschlossenen Eikomplikation bedingt oder nicht, zur Zeit nur mit einem non liquet beantwortet werden. Nach der begründeten Vorstellung, daß jede schematische Ebene unseres Bauplanes in Wirklichkeit die Richtung eines Systems paralleler Schichten zum Ausdruck bringt, und daß diese Schichtsysteme auf Nachbarbezirke übergreifen, bekommt jede Tochterzelle von a und α, b und β bei der Geburt ein Plasma mit, das nach mehreren, senkrecht und schräg sich durchkreuzenden Ebenen geschichtet ist. Hierin besäßen die Ektodermzellen ein Mittel, ihre Spindeln je nach deren Reaktionsweise in verschiedene

Richtungen typisch einzustellen. Und die Annahme, daß bei sämtlichen ektodermalen Mitosen allemal eine von den Strukturebenen unseres Bauplanes den Richtungsreiz geliefert habe, ist vorderhand mindestens ebenso wahrscheinlich als das Gegenteil.

So beschließen wir das Kapitel der Teilungsrichtungen mit der gefestigten Überzeugung, daß in der Struktur des Ascariseies eine relativ geringe Anzahl von Flächenrichtungen vorbereitet ist, wie Spaltflächen in einem Kristall. Diese Richtungen, die auf einzelne oder alle Blastomere übergehen, dienen den Spindeln derselben als orientierende Reize.

Viertes Kapitel.

Der Teilungsmodus und die Differenzierung des Dottergehaltes.

Auf eine verhältnismäßig kleine Zahl von Klüftungen sind bei Ascaris zwei weitere Faktoren des Differenzierungsprozesses beschränkt: Inäqualität der Mitose und ungleiche Verteilung der Dottersubstanz. Zwischen beiden Geschehensarten besteht ein gewisser Zusammenhang, der ihre gemeinsame Darstellung als zweckmäßig erscheinen läßt. Und zwar möge aus technischen Gründen die Dotterdifferenzierung, obwohl sie den eigentlich mitotischen Vorgängen ferner steht, zuerst betrachtet werden.

I. Die Dotterdifferenzierung.

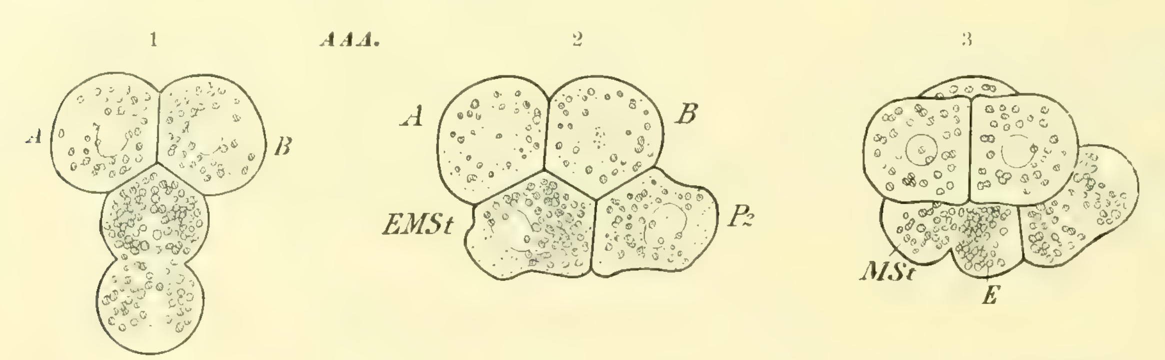
1.

Bei allen ruhenden Ascariszellen ist der vorhandene Dotter — aus grünlich glänzenden, sehr stark lichtbrechenden Tröpfchen und etwas größeren, ihrer Helligkeit wegen aber kaum sichtbaren Bläschen bestehend — in isotroper Verteilung dem Plasma eingelagert. Klüftet sich eine solche Zelle, so wird natürlich — vorausgesetzt, daß nicht vor oder während der Mitose die Isotropie noch einer Störung unterliegt — die Dichtigkeit des Dotters in beiden Töchtern identisch sein. So verhält sich in der Tat die weitaus größte Mehrzahl aller Teilungen des Ascariskeimes. Daß dennoch die lebenden Furchungsstadien aller Stufen nicht gleichmäßig mit Dottertröpfchen durchsetzt, sondern in einzelnen Bezirken hell, in anderen, vor allem der Darmanlage, erheblich reicher an dunklen Tröpfchen sind, beruht — neben der ungleichen Verkleinerung des Zellmaterials, vielleicht auch verschiedenem Dotterverbrauche — auf folgenden Ausnahmen.

Kurz ehe das Ei sich anschickt, die erste Furchung auszuführen, zieht sich der größere Teil der Dottertröpfchen nach einer Seite hin zu einer dunklen Wolke zusammen, während der gegenüberliegende Bereich arm an Dotter und hell erscheint (Zoja 1896 p. 225). Dieser Zustand erhält und verschärft sich sogar bis zur Durchschnürung selbst; wobei dann die auftretende Furche den dunklen und hellen Bezirk voneinander scheidet: der oberen Zelle AB wird das hellere, der Zelle P_1 das dotterreichere Plasma zugeteilt. In quantitativer Hinsicht ist die Erscheinung variabel: die Differenz der beiden ersten Furchungszellen be-

züglich ihres Dottergehaltes schwankt in weiten Grenzen, und es gibt, wenn auch selten, Eier, bei denen ein Helligkeitsunterschied zwischen P_1 und AB kaum oder gar nicht zu bemerken ist. Immer aber verhält sich darin die ganze Nachkommenschaft eines Ascarisweibchens völlig gleich.

Eine ähnliche Variabilität, nur mit umgekehrtem Häufigkeitsverhältnisse, gilt für die zwei noch folgenden Fälle anisotroper Dotterverteilung. Es ist die Regel, daß bei allen späteren Furchungen das Dotterquantum der Mutterzelle, soweit man das beurteilen kann, gleichmäßig auf ihre Sprößlinge übergeht. Gelegentlich aber findet man eine Ascaris, deren sämtliche Eier bei der Mitose der unteren Furchungszelle P_1 die Differenzierung der Dottermenge nochmals wiederholen. Diesmal sammelt sich die Wolke im oberen Bereich der Zelle; also wird EMSt die dunklere von den beiden Töchtern, P_1 bleibt hell, so daß das rhombische Vierzellenstadium von drei gleichmäßig hellen und einer dunklen Zelle gebildet wird (Fig. AAA 1, 2).



1 und 2 Stadium IV einer A. m. univalens, von links, nach dem Leben. 3 Stadium VI—VIII desselben Eies.

Zum dritten Male kann der Prozeß der Dotterdifferenzierung bei der Mitose von EMSt, und zwar in solcher Weise vor sich gehen, daß nun die kopfwärts liegende Tochterzelle MSt sehr wenig, die hintere, E, fast allen Dotter mitbekommt (Fig. AAA 3). E ist die Urzelle des Darmes; und so dient denn offenbar die stufenweise Differenzierung der Helligkeit zu nichts anderem, als rasch und gründlich den größeren Teil des Dottergehaltes auf die Darmanlage zu konzentrieren, — ein Zustand, der in späteren Stadien auch von den übrigen Eiern, wenn auch mit anderen Mitteln und weniger vollkommen erreicht wird.

2.

Fragen wir jetzt nach den Ursachen der anisotropen Dotterverteilung, so ist von vornherein klar, daß hier eine grob mechanische Bewirkung durch die Schwere keine Rolle spielt. Das was die Dottertröpfchen bestimmter Ascariszellen nach einer vorgeschriebenen, bald „vertikalen", bald „horizontalen" Richtung treibt, müssen kompliziertere Vorgänge oder Zustände in der plasmatischen Umgebung der Tröpfchen sein.

Nun können und brauchen wir nicht zu untersuchen, ob hierbei ein Teilchen der „Dottersubstanz" sich wie ein toter Flüssigkeitstropfen verhält, der passiv, etwa durch lokalisierte Änderung seiner Oberflächenspannung dahingezogen wird, oder ob etwa das Teilchen

in feinerer Weise auf einen Richtungsreiz mit Bewegung reagiert. Sicher ist jedenfalls, daß die typisch gerichtete Dislokation des Dotters ohne eine entsprechende Anisotropie der Umgebung nicht geschehen könnte: irgend etwas im Inneren der Zelle selbst oder in ihrer Nachbarschaft, das schon vorher typisch geordnet war, muß das Dottertröpfchen nach der betreffenden Richtung hin — sei es mechanisch, sei es durch Reizvermittelung — drängen oder ziehen.

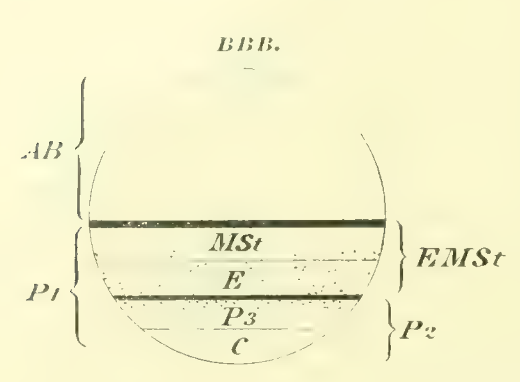
Ständen wir jetzt noch ganz am Beginn der Analyse und wüßten von inneren Strukturen der Blastomere weiter nichts als das, was man mit dem Auge sieht, so wäre nach dem Gesetze der Sparsamkeit der folgende Erklärungsversuch, der mit ohnehin vorhandenen Anisotropien rechnet, der einzig erlaubte. Sowohl bei P_1 als bei EMSt liegt in derselben Richtung, in der die Verschiebung des Dotters vor sich geht, eine Nachbarzelle, nämlich AB (oder deren Töchterpaar) im einen, P_2 im anderen Falle. Dann ließe sich denken, daß allemal die betreffende Nachbarzelle — z. B. durch eine chemische Emanation — den Antrieb oder Richtungsreiz zur Bewegung der Dotterkörnchen lieferte; daß also der Dotter von P_1 durch die obere Furchungszelle AB nach oben, der von EMSt durch die hinter ihr gelegene Zelle P_2 horizontal nach rückwärts „gezogen" würde. Experimentelle Gegenbeweise, die etwa das Fortbestehen der typischen Dotterdifferenzierung im Zustande der Isolation demonstrierten, liegen zur Zeit nicht vor. Und so würde denn selbst die offenbare Sonderstellung des Eies, das seinen Dotter ungleich verteilt, ohne daß eine Nachbarzelle ihm zu Hilfe käme, das also doch zweifellos eine dazu bestimmte innere Anisotropie besitzen muß, — die Annahme der sparsamen Hypothese für P_1 und EMSt kaum verhindern können.

Seitdem wir aber wissen, daß das Innere aller Blastomere — zunächst für die Bedürfnisse der Teilungsrichtung — anisotrope Strukturen enthält, ist die Vorstellung, die ungleiche Dotterverteilung möchte in allen drei Fällen übereinstimmend durch innere Anisotropie bewerkstelligt werden, recht wohl konkurrenzfähig, ja sogar von vornherein die wahrscheinlichere. Und wir wollen uns rasch überzeugen, wie überaus gering die Ansprüche auf Einführung neuer Komplikationen sind, zu denen uns der veränderte Standpunkt zwingen würde.

Die drei Geschehnisse, die in der Art ihres deskriptiven Ablaufes sich kaum voneinander unterscheiden, und die, wie wir sahen, dem gleichen morphogenetischen Endzwecke dienstbar sind, stehen auch in geometrischer Hinsicht in einem bemerkenswert innigen Zusammenhange. Natürlich erfolgt in allen drei Fällen die Dislokation der Dottertröpfchen, die ja doch zu einer Verteilung auf die künftigen Tochterzellen führen soll, parallel zur Spindelachse der betreffenden Zelle. Da zeigt sich nun, daß P_1 und EMSt jener kleinen Blastomerengruppe angehören, bei denen die fertige Spindel genau in der Richtung der Primärachse liegt. Und wir erinnern uns ferner, daß die „horizontale" Achsenrichtung der kurz vorher um 90° gedrehten Zelle EMSt genetisch mit der „vertikalen" von P_1, und diese wieder mit der Teilungsachse des Eies zusammenfällt. Was folgt daraus? Die Dottertröpfchen verschieben sich, auf das primäre Gerichtetsein bezogen, in allen drei überhaupt bekannten Fällen parallel zu einer einzigen Graden, der Achse des Eies. Dann ist, um die typische Orientierung sämtlicher Verschiebungsbahnen sicher zu stellen, nur eine einzige Art von Anisotropie erforderlich; und zwar brauchte diejenige Anisotropie, die ohne jeden Zweifel im Ei das Wandern des Dotters reguliert,

nur auf die Tochter- und Enkelzelle überzugehen. — Nun wechselt freilich die Richtung, in der die Dotterteilchen sich parallel der primären Achse fortbewegen, von Stadium zu Stadium: im Ei wandern sie abwärts, in P_1 nach oben, in EMSt (unter Berücksichtigung der Viertelschwenkung dieser Zelle) wieder nach „unten". Allein der deskriptive Hergang gestattet dennoch die folgende für alle drei Fälle genügende Hypothese. Nehmen wir an, die axiale Anisotropie des Eies bestehe darin, daß sein Plasmaleib quer zur Spindelachse in parallele Schichten zerfällt, deren stoffliche Beschaffenheit sich in der Achsenrichtung — allmählich oder sprunghaft — verändert; und diejenige, unterhalb der Mitte gelegene Zone, die mit dem dritten Teilungsschritt ungefähr in die Urdarmzelle E übergeht (Fig. BBB), soll von den übrigen dadurch verschieden sein, daß die Dottertröpfchen etwas stärker zu ihr hingezogen werden: dann wäre die Ansammlung der Dotterwolke in der ventralen Hälfte des Eies, das Aufsteigen der Tröpfchen nach oben bei der Teilung von P_1, ihr Rückwärtsdrängen in der um 90° gedrehten Zelle EMSt befriedigend und überaus ökonomisch erklärt. — Natürlich dürfte die anziehende Kraft der Zone E während der Zellruhe, in der die Tröpfchen sich diffus im Plasma zerstreuen, nicht wirksam sein, oder doch nicht zur Geltung kommen. Auch zwänge die Variabilität der ganzen Geschehensart zu der Annahme, daß das attraktive Übergewicht der Urdarmzone über die anderen Keimbezirke, vielleicht auch ihre Lage und Begrenzung vielfachem Wechsel von Ascaris zu Ascaris unterworfen sind.

BBB.



Schema des Eibaues zur Erklärung der Dotterverschiebung.

II. Der Teilungsmodus.

1.

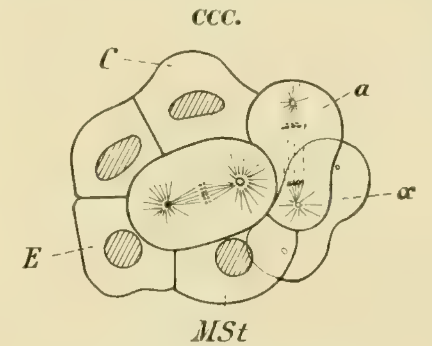
Häufiger, als die zuletzt betrachtete Geschehensart, findet sich bei Ascaris ein differenzierter Teilungsmodus, d. h. ungleiche Größe der aus einer Mitose hervorgegangenen Produkte; doch hält sich der Größenunterschied immer in mäßigen, manchmal in sehr engen Grenzen.

Schon die allererste Klüftung ist inäqual: die obere Zelle AB übertrifft um einen geringen, aber typischen Betrag die untere, P_1, an Volumen. In ungefähr demselben Grade können die beiden Töchter von P_1, besonders bei *A. m. univalens*, verschieden sein, wobei dann EMSt die größere ist (Boveri 1899 p. 393); doch ist die Ungleichheit in diesem Falle nicht konstant. Gleiches gilt für die Mitose der Zelle P_2, die bei *univalens* ziemlich oft eine kleinere Keimbahnzelle P_3 und eine größere Schwanzzelle liefert (Boveri 1899 Taf. XL, und XLI, Fig. 11 und 12). Weitaus die stärkste bei Ascaris vorkommende Inäqualität, eine

Art Mikromerenbildung, findet sich an den Zellen cI und γI der Schwanzzellengruppe; eine ebenfalls recht markierte nach Müller (1903 p. 11) bei dem links gelegenen, in schiefer Richtung sich teilenden „Mikromer" γI2.

Auch im primären Ektoderm begegnet man einigen für unsere Analyse recht instruktiven Fällen ungleicher Mitose. Boveri teilt in seinem großen Ascariswerke (1899 p. 399) die auffallende Erscheinung mit, daß die Spindeln von a und α exzentrisch liegen, als wenn aus jeder Zelle eine größere obere und eine kleinere untere Tochter hervorgehen sollte; trotzdem aber, so gibt er an, sind nach vollzogener Durchschnürung die Tochterzellen an Größe gleich. Ich selbst hatte früher an dem von mir verwendeten Materiale die Teilung der beiden Zellen durchaus äqual gefunden. Nachdem ich aber durch Boveris Angabe auf die Möglichkeit quantitativer Schwankungen an dieser Stelle hingewiesen worden war, untersuchte ich neuerdings Material von möglichst vielen Ascaris und stellte fest, daß in der Tat die Teilung der Zelle a zuweilen eine stark inäquale ist, mit einem Volumenverhältnis der oberen zur unteren Hälfte wie 2:1 (Fig. CCC). Dagegen bleibt die Teilung der linken Schwesterzelle α entweder völlig äqual, oder sie zeigt nur einen geringen, nach erfolgter Durchschnürung kaum noch erkennbaren Größenunterschied. Nun ist der Umstand von besonderem Interesse, daß die hier eingetretene, fakultative Differenzierung über mehrere Teilungsstufen systematisch weitergehen kann, einem bestimmten morphogenetischen Ziele zu, das schließlich von allen Eiern erreicht wird. aII, die obere, d. h. der Schwanzzelle C benachbarte, und bisweilen größere Tochterzelle von a vollzieht auf der nächsten Stufe, wie Zoja zuerst gesehen hat (1896 p. 231), abermals — und zwar ziemlich oft — eine inäquale Mitose; auch hier ist diejenige Zelle, aII2, die größere, die der Schwanzzellengruppe am nächsten liegt. In der nun kommenden Klüftungsperiode zerfällt aII2 durch eine genau mediane Scheidewand in zwei gleichgroße, symmetrisch zur Mittelebene am Hinterrand der Ektodermplatte gelagerte Blastomere, IArlβa und IArlβb meiner früheren Bezeichnungsweise. Diese beiden Zellen teilen sich unter allen Umständen inäqual (zur Strassen 1896 a, p. 78); und da zum dritten Male die größere Tochterzelle kaudalwärts gelegen ist, so trifft man am Hinterrand der 64zelligen Ektodermhaube konstant zwei mächtige, beiderseits der Mittelebene gelagerte Blastomere an. — In derselben Klüftungsperiode treten außerdem noch zwei seitliche Randzellen des primären Ektoderms, IBllβb und IBrlβb, in deutlich inäquale Mitose; doch ist in diesem Falle das Größenverhältnis der Produkte gerade umgekehrt: die größere Zelle liegt kopfwärts von der kleineren. — Endlich hat Müller (1903 p. 10, 16) noch ein paar Beispiele von älteren Stadien mitgeteilt. Und ich halte für ganz wahrscheinlich, daß noch manche andere Zellteilung des Ascariskeimes eine typisch inäquale ist, ohne bisher — infolge allzu geringer Größendifferenz der Produkte — als solche erkannt zu sein.

CCC.

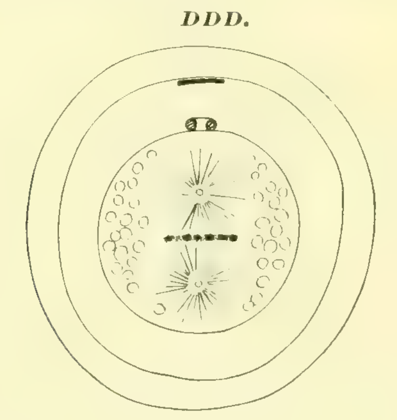


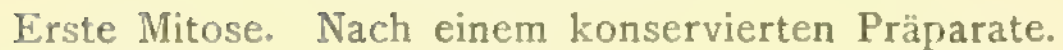
Inäquale Teilung von a, nach einem konservierten Präparate.

2.

Der deskriptive Hergang sämtlicher ungleichen Mitosen ist folgender. Wie bei den regulären, so bildet sich auch bei den inäqualen Teilungen die Scheidewand genau dort, wo die Äquatorialplatte im Zellleib gelegen ist. Die Durchschnürung selber hat also mit der Frage, ob die Produkte gleich oder ungleich werden sollen, nichts mehr zu tun, sie führt nur aus, was durch die Lage der Spindel bereits komplet und unabänderlich entschieden war. Die Spindel aber trägt die Verantwortung: wir finden sie in allen Fällen inäqualer Mitose um einen bestimmten Betrag in der Richtung ihrer eigenen Achse exzentrisch vorgerückt, und das Größenverhältnis der Tochterzellen entspricht unmittelbar dem Grade der Exzentrizität. So liegt z. B. die erste Furchungsspindel — wenigstens bei typisch ausgeprägten Eiern — nicht etwa genau zentral, wie man sie auf schematisierten Abbildungen gezeichnet findet, sondern um eine kleine Strecke, dem geringen Größenunterschied der beiden ersten Zellen entsprechend, ventralwärts hinabgeschoben (Fig. DDD).

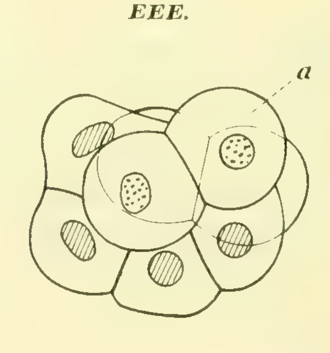
DDD.





Erste Mitose. Nach einem konservierten Präparate.

EEE.



Exzentrische Lage des Kernes in a.

Zu der hier behaupteten Gesetzmäßigkeit der Beziehung zwischen inäqualer Trennungsebene und Spindellage steht freilich dasjenige, was Boveri (s. p. 154) über die Mitose von a und *α* berichtet, anscheinend in Widerspruch: die Spindeln liegen exzentrisch, die Durchschnürung aber sei — so gibt er an — äqual! Boveri selber glaubte vermutlich, daß die verschobene Lage der beiden Spindeln noch kurz vor der Durchschnürung mit einer zentralen vertauscht werde; und die Möglichkeit eines solchen Vorganges ist zuzugeben. Da jedoch die von ihm beobachtete exzentrische Verschiebung der Spindeln eine wenig markierte war, geringe Größendifferenzen aber an den bereits durchgeschnürten Blastomeren oft kaum zu bemerken sind, so halte ich doch für wahrscheinlicher, daß auch in Boveris Falle die exzentrische Mitose in eine echt inäquale Zellteilung überging. Ja, ich gestehe, daß ich an Boveris sehr genauen Bildern der fraglichen Stadien (Taf. XLI, Fig. 13a bis 15) sogar einen minutiösen Volumunterschied zwischen aII und aI zu erkennen glaube.

Wenn also die Phase der reifen, fertig eingestellten Spindel diejenige ist, in der die Inäqualität der Teilung spätestens entschieden wird, so liegt die Vermutung nahe, daß sie zugleich auch die früheste sei. Wir erinnern uns, daß die typische Teilungsrichtung nicht eher, als an der fertigen Spindel obligatorisch zur Geltung kommt. Und da die zur In-

äqualität führende innere Dislokation jedenfalls genau in der endgültigen Spindelachse vor sich geht, so scheint sie den vorherigen Abschluß der die Spindellage bestimmenden Vorgänge beinahe vorauszusetzen; auch macht die Vorstellung, daß erst die typisch orientierte Spindel in ihrer eigenen Achsenrichtung verschoben werde, den Eindruck besonderer mechanischer Einfachheit. Allein so liegen die deskriptiven Verhältnisse nicht. Bei allen inäqualen Mitosen wird, soweit meine Erfahrung reicht, vielmehr die Exzentrizität der Spindel — und damit auch die endgültige Teilungsrichtung — in einer viel früheren Phase vorweggenommen. Bereits der bläschenförmige, kaum in die innere Umwandlung eingetretene Kern macht sich von der Zellmitte aus auf den Weg, um in der Richtung der späteren Teilungsachse nach der typischen Seite hin vorzurücken. In Fig. EEE ist ein solches Stadium aus der Teilung von a naturgetreu dargestellt. Und daß die inäquale Mitose des Eies durch eine entsprechende Dislokation der beiden Pronuclei im voraus kenntlich wird, weiß man seit lange.

Nach dieser Kennzeichnung des deskriptiven Ablaufes ist es fast überflüssig, hervorzuheben, daß bei Ascaris die exzentrische Lage der Spindel nicht etwa mit einem Größenunterschiede der Pohlstrahlungen, wie Child (1897) bei Arenicola fand, oder der Centrosome, wie Goldschmidt (1905, p. 643) für einige Platoden beschrieben hat, zusammenhängt. Vielmehr scheinen dem Auge die beiden Spindelpole inäqual geteilter Ascariszellen in jeder Hinsicht gleich zu sein.

Wir erblicken nunmehr das eigentliche Problem in der nach Richtung und Ausmaß typischen Dislokation des zur Mitose übergehenden Kernes und beginnen, wie sonst, die Analyse mit der Frage, ob die innere Ortsveränderung auf Grund mechanischer Faktoren, oder als eine aktive Leistung des lebendigen Protoplasma vollzogen wird.

3.

Die zur Inäqualität führende Kernverschiebung kann zunächst nicht durch einen von außen kommenden Druck oder Zug mechanisch bewirkt worden sein. Es ist ja wohl zuzugeben, daß keilförmige Deformation einer Zelle, z. B. infolge ungleichen Druckes, das Ausweichen des Kernes nach der geräumigeren Seite hin direkt erzwingen könnte; aber auf Ascaris paßt diese Vorstellung nicht. Die Zellen, um die es sich handelt, sind, wenn überhaupt, so doch nicht in der Verschiebungsrichtung keilförmig deformiert, und das kugelrunde Ei produziert, obwohl es nirgendwo gedrückt wird, dennoch eine ungleiche Mitose. Das Mikromer γI2 ist genau so geformt und unterliegt denselben Druckwirkungen, wie die symmetrisch neben ihr liegende Schwesterzelle cI2; trotzdem teilt sich diese äqual, jenes hochgradig inäqual. Und endlich liefert die Geschichte der T-Riesen wenigstens für zwei der in Betracht kommenden Fälle, die Mikromerenbildung von cI und γI, den sicheren Beweis, daß äußere mechanische Faktoren unbeteiligt sind. Der auf Taf. II, Fig. 17 und 18 dargestellte Riese zeigt die beiden Zellen typisch inäqual geteilt, obgleich doch Form und Druckzustände der Mutterzellen zweifellos ganz andere waren, als in der normalen Entwickelung.

Aber es gibt einen anderen, im Inneren der Zelle lokalisierten Faktor, der zur rein mechanischen Herbeiführung inäqualer Mitosen, auch kugeliger Zellen, geeignet scheint, und

den seit lange einige Forscher für alle ungleichen Teilungen verantwortlich machen möchten: das ist der Dottergehalt. Durch eine anisotrope Verteilung des Dottermaterials, so sagt man, wird der Kern, der immer die Mitte des lebendigen Plasma einzunehmen sucht, in eine exzentrische Stellung gedrängt. Hieraus folgt die inäquale Mitose in solcher Art, daß eine kleinere dotterarme und eine größere dotterreiche Zelle zu stande kommt.

Allein auch mit dieser mechanischen Erklärung ist bei Ascaris nichts anzufangen. Vor allen Dingen trifft ja doch die Voraussetzung, daß in der betreffenden Zelle zur Zeit ihrer Mitose ungleich verteilter Dotter vorhanden sei, für den Ascariskeim nur in Ausnahmefällen zu. Die Blastomere cI und γI, bei denen die Differenz der Produkte am stärksten ist, die sonderbare Zelle γI2, die hierhergehörigen ektodermalen Elemente zeigen keine nur irgend merkliche Anhäufung des Dotters an der einen Spindelseite; die Tröpfchen sind vielmehr von der Geburt der Zellen bis zu ihrer Teilung wahllos in das Plasma eingestreut und überhaupt zu spärlich, als daß sie den Kern auf mechanischem Wege aus der Mitte verdrängen könnten. Trotz dieser negativen Erfahrung beansprucht wohl das Verhalten derjenigen drei Fälle, in denen die Mehrzahl der Dottertröpfchen sich vor dem Beginn der Mitose einseitig zusammenzieht, entscheidendes Interesse. Aber es zeigt sich, daß auch diese Fälle der mechanischen Hypothese nicht günstig sind. Bei der Zelle P_1 geht mit der fakultativen Inäqualität der Mitose eine ungleiche Dotterverteilung häufig Hand in Hand; und in der Tat wird hier die dotterreichere Zelle EMSt die größere. Aber schon der zweite Fall sieht ganz anders aus: wenn die Zelle EMSt sich unter Dotterdifferenzierung teilt (Fig. AAA 3, p. 152), so sind nichtsdestoweniger ihre beiden Sprößlinge, wie stets, von gleicher Größe, die Spindel hat sich also durch die einseitig angehäufte Dottersubstanz durchaus nicht aus ihrer zentralen Lage vertreiben lassen. Und endlich liefert der dritte Fall, das Ei, sogar den allerschlagendsten Beweis für die Wertlosigkeit der rein mechanischen Erklärung bei Ascaris. Denn wie ich schon früher (1898a p. 145) hervorgehoben habe, entspricht bei der ersten Furchung die dotterreichere Partie der kleineren Tochterzelle, d. h. die Spindel des Eies rückt in die ventrale Dotterversammlung hinein, statt umgekehrt, wie doch allein mechanisch begreifbar wäre.

Da also auch der „innere“ mechanische Faktor bei Ascaris durchaus versagt, so kann die zur inäqualen Teilung führende Kernverschiebung hier überhaupt kein passiver, sondern sie muß ein aktiver, physiologischer Vorgang sein.

4.

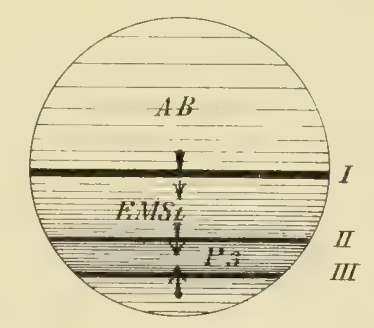
Die aktive, in typischer Richtung geschehende Fortbewegung eines Kernes setzt das Vorhandensein typisch geordneter Anisotropie in seiner Umgebung voraus, die auf den Kern als Ganzes oder auf einzelne seiner Konstituenten (Chromosomen, Sphäre richtend einwirkt. Liegt diese richtende Anisotropie außerhalb oder innerhalb der zu inäqualer Mitose berufenen Zelle?

Wir haben gesehen, daß die exzentrische Verschiebung der Kerne in allen Fällen auf derjenigen Geraden vor sich geht, die für die endgültige Spindelstellung der zugehörigen Zelle typisch ist. Hierdurch gewinnt von vornherein der Gedanke, die Kernverschiebung stelle nur eine einzelne Szene eines größeren, kausal in sich zusammenhängenden Prozesses dar, der alle typischen Details der betreffenden Mitose reguliert, und werde darum gleich

der Spindelstellung ausschließlich von inneren Mechanismen geleitet, die größte Wahrscheinlichkeit. Wenn aber dieses Indizium nicht genügen sollte, so bringt die Geschichte abnormer Keime die Entscheidung. Es wurde schon vorhin mitgeteilt, daß die Zellen cI und γI auch bei völlig gestörter Konfiguration und durchweg abnormen Nachbarschaftsverhältnissen ihre stark inäquale Teilung genau nach Vorschrift zur Ausführung bringen (Taf. II, Fig. 17, 18); also können diese Zellen, wie sie von der normalen Umgebung nicht mechanisch zur Mikromerenbildung gezwungen sind, auch keine richtenden Reize von ihr zu erwarten haben. Und ferner ist auf Taf. V, Fig. 65 ein krankhaft entwickeltes Einfachei dargestellt, bei dem am Hinterrande des primären Ektoderms die „Groß- und Kleinzellen" IAr1βay und IAr1βax, IBl1βbx und IBl1βby etc. vorschriftsmäßig entstanden sind, obgleich ein Teil der normalerweise benachbarten Zellen fehlt. Nimmt man noch die offenbare Tatsache hinzu, daß das Ei auf Grund rein innerer Anisotropie die exzentrische Stellung seiner Spindel zuwege bringt, so darf die Annahme irgend einer äußeren Mitwirkung bei inäqualen Mitosen des Ascariskeimes als widerlegt bezeichnet werden.

Es ergibt sich hieraus für alle in Betracht kommenden Blastomere das Vorhandensein einer in der Teilungsrichtung ungleichpoligen inneren Anisotropie, und zwar werden wir uns dieselbe, wie bei der Dotterverteilung, am einfachsten als eine stoffliche oder strukturelle Verschiedenheit quer zur Achse aufeinander folgender Zonen vorzustellen haben. — Sehen wir jetzt zu, wie die Gesamtkomplikation des Keimes durch diese neue und unabweisbare Forderung erweitert wird.

FFF.

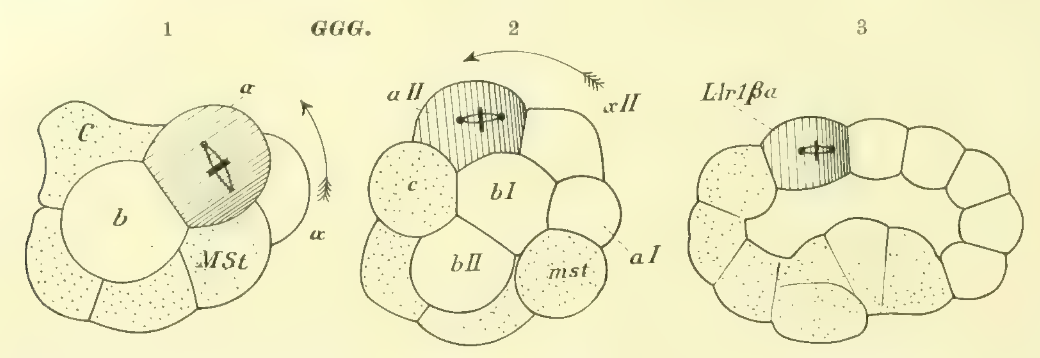


Schema des Eibaues zur Erklärung inäqualer Mitosen Die römischen Ziffern markieren die aufeinander folgenden Teilungsschritte, die Pfeile deuten die Lage der kleineren Zelle für die betreffende Mitose an.

Für das Ei und die Zelle P_1, denen ja auf Grund ihrer Dotterdifferenzierung eine ungleichpolige Schichtung quer zur Achse bereits zugestanden war, macht die Veränderung nicht viel aus. Auch haben wir wenig Mühe, uns die dort nachgewiesene quere Schichtung auf die Zelle P_2, die als Schwester von EMSt an der die Dotterverteilung bewirkenden Anisotropie von Haus aus Anteil hat, und deren Spindel ebenfalls genau in der Achsenrichtung liegt, übertragen zu denken. Die Inäqualität der genannten drei Mitosen ist anscheinend in ähnlicher Weise einem gemeinsamen morphogenetischen Zwecke unterstellt, wie die drei Fälle von Dotterverschiebung: dort kommt es darauf an, den Dotter auf die Urdarmzelle zu konzentrieren; hier bewirken drei aufeinanderfolgende inäquale Mitosen schrittweis eine relative Verkleinerung der zur Keimbahn gehörigen Zellenreihe. Dann ist, wie früher, die Annahme nicht unsympathisch, daß den drei verbündeten Geschehnissen auch ein und dieselbe physiologische Spezialursache zu Grunde liegt. Denken wir uns im Plasma des Eies (Fig. FFF) eine der Zelle P_3 entsprechende Zone präformiert und stofflich oder strukturell von solcher Beschaffenheit, daß allemal die zur Mitose schreitenden Kerne zu ihr

hingezogen werden, so verständen wir, warum bei der Teilung des Eies und der Zelle P_1 die kleinere Tochterzelle unten, bei der von P_2 aber oben gelegen ist.

Aber die Annahme einer horizontalen, anomogenen Schichtung im Ei und deren Übertragung auf die Furchungszellen leistet uns noch größere, fast unverhoffte Dienste. Wir wissen, daß die Spindeln von a und *α* primär vertikal, d. h. der Eiachse parallel gerichtet sind. Wenn nun die Fähigkeit dieser beiden Zellen zu inäqualer Mitose das Vorhandensein einer zur Spindellage queren, also primär horizontalen Schichtung in ihrem Plasma beweist (Fig. GGG 1), so wird damit der Komplikation des Ganzen offenbar



Zurückführung der inäqualen Mitosen von a, ihrer Tochter aII und ihrer Urenkelin IAr1βa auf die vertikale Anisotropie des Eies. Der Pfeil deutet den schrittweisen Übergang der ursprünglich vertikalen Achse in Horizontallage an.

keinerlei neue Belastung zugemutet: die wohlbekannte quere Schichtung des Eies braucht nur auf a und *α* überzugehen. Ja sogar die wirksame Polarität der Schichtung könnte in a und *α*, da ja auch hier die größere Zelle oben, die kleinere unten liegt, dieselbe wie im Ei geblieben sein. Nun wurde vorhin des weiteren gezeigt, daß die Differenzierung des Teilungsmodus, die bei der Zelle a nur selten ist, bei ihrer oberen, eventuell größeren Tochterzelle aII sich ziemlich oft wiederholt. Freilich scheint auf den ersten Blick die Richtung diesmal eine andere. Betrachtet man das Furchungsstadium im Profil (Fig. GGG 2), so liegt die Spindel der Zelle aII ungefähr horizontal, und es sieht nicht aus, als ob zwischen dieser inäqualen Mitose und der des Eies ein physiologischer Zusammenhang bestehen könnte. Allein bei gleicher Betrachtung lag schon die Spindel der Mutterzelle a nicht wirklich vertikal, sondern infolge der vorausgegangenen Schwenkung des rechten Ektodermzellenpaares schräg. Und da die Zelle aII die Dislokation ihrer Mutter sozusagen weiterführt, indem sie um etwa den gleichen Betrag wie jene kaudalwärts gleitet, so ist die Annahme nicht nur erlaubt, sondern äußerst wahrscheinlich, daß bei dieser Gelegenheit ihre primäre Achse aus der schrägen Stellung, in der sie sie bei der Geburt erhielt, vollends in die horizontale verdreht werde. Dann aber gestattet auch diese Mitose, ihre Inäqualität der primär-horizontalen Schichtung des Eies zur Last zu legen. Sind wir einmal so weit gelangt, so macht die Aufklärung des letzten und im Sinne der Morphogenese offenbar wichtigsten Falles: der ausnahmelos inäqualen Teilung von IAr1βa und IAr1βb, keine Mühe mehr (Fig. GGG 3). In diesen beiden Enkelzellen von aII befindet sich die primäre Schichtung unverändert in der aufrechten Situation, die sie zuletzt erhalten hatte; der ursprünglich untere Pol zeigt nach vorn. Und da die Spindeln der Blastomere kopf-

wärts in horizontaler Richtung verschoben sind, so haben auch diese Fälle ihre Erklärung gefunden, ohne daß die Komplikation des Eies im geringsten erhöht worden wäre.

Es ist lehrreich, wieder einmal vorzurechnen, welch überraschende Menge typisch gerichteter, auf den ersten Blick aber ziemlich heterogener Ereignisse hier auf ein kleines Maß von Differenzierung zurückgeführt worden sind. Wir nehmen im Ei eine horizontale, ungleichpolige Schichtung an und erklären damit die Inäqualität der Mitose in sieben Fällen: für das Ei, P_1, P_2, a und α, aII und deren beide Enkelinnen; ferner — unter der Voraussetzung, daß eine einzelne, bestimmt gelagerte Schicht auf die Dottertröpfchen wirkt, — die differenzierte Dotterverteilung des Eies und der Zellen P_1 und EMSt. Und jedermann wird erkennen, daß nunmehr auch auf einige Spindelrichtungen neue Beleuchtung fällt. Auf einer früheren Stufe des analytischen Gebäudes gebot die Sparsamkeit, für die primär-vertikale Teilungsweise der Zellen P_1, EMSt, P_2, a und α das gleichzeitige Vorhandensein medianer und transversaler Flächenstruktur verantwortlich zu machen. Jetzt aber erscheint die Annahme vielleicht natürlicher, daß die genannten Spindeln, und diejenigen von aII und ihren Enkelinnen obendrein, ebenfalls durch die inzwischen nachgewiesene primär-horizontale Schichtung der Plasmakörper — zu der die Spindeln sich allemal senkrecht stellen müßten — geleitet werden.

Minder durchsichtig sind die physiologischen Verhältnisse der übrigen inäqualen Mitosen. Die Zellen cI und γII, deren Teilung als eine wahre Mikromerenbildung bezeichnet wurde, gehören zur Nachkommenschaft von P_2 und haben die inneren Richtungen dieser Zelle in ziemlich unveränderter Lage bewahrt (Fig. YY, p. 147). Und da ihre stark exzentrischen Spindeln zwar nicht in die primäre Achsenrichtung des Eies, aber doch paratangential-gleichsinnig zu ihr gestellt werden, so könnte wohl eine horizontale, anomogene Schichtung des Eiplasma nach ihrem schrittweisen Übergange auf P_1, P_2, die Schwanzzelle C, deren Töchter c und γ und schließlich unsere beiden Blastomere cI und γI hier immer noch die richtende Ursache inäqualer Mitose sein.

Auch die von Müller entdeckte ungleiche Teilung des linken Mikromers γI2 (Fig. ZZ, p. 148), dessen Spindel unter 45° schief zur Medianebene liegt, zwingt noch nicht unbedingt zur Annahme neuer primärer Komplikation. Vielleicht wirkt die angestammte „quere“ Schichtung auch hier als ein Reiz, der den in Umwandlung begriffenen Kern parallel zur Mittelebene nach oben zieht; weil aber schon der mitotische Kern in seinen Bewegungen an die schräggestellte, der Spindel vorgeschriebene Ebene, wie an eine Gleitfläche, gebunden ist, so verwandelt sich die rein kaudale Dislokation in eine schräge.

Allein es schadet nichts, wenn die Analyse in diesen letztgenannten Fällen so wenig, und in andern zurzeit noch gar nicht gefördert werden kann. Wir sprechen trotzdem, als Endresultat des ganzen Kapitels, die Überzeugung aus, daß sowohl die typische Dotterverteilung als der typisch differenzierte Teilungsmodus ausschließlich von ererbten, inneren Eigenschaften der betreffenden Blastomere abhängig sind. In beiden Fällen dient eine zur Spindelachse quergestellte, ungleichpolige „Schichtung“ des Plasmaleibes als Richtungsreiz für die ihren Ort verändernden inneren Gebilde. Es ist sicher, daß für den größeren Teil der in Betracht kommenden Geschehnisse ein horizontales System von heterogenen Schichten im Ei genügt; vielleicht genügt es für alle.

Fünftes Kapitel.

Komplexbildung und polyedrische Zellgestalt.

Wir schreiten nunmehr zur Analyse aller derjenigen Vorgänge, durch welche das gegenseitige Verhältnis der Blastomere im Raum (soweit nicht die Gründe hierfür schon in den Teilungsrichtungen enthalten sind) nach einer typischen Regel geordnet werden, und der unlösbar damit verbundenen Frage nach der Herkunft der Zellgestalt; — ein Doppelproblem, das uns in mehrfacher Form und Anwendung entgegentritt. Hier soll zunächst die allgemeine Komplexbildung samt den durch sie bedingten Zellgestalten besprochen werden.

Wenn das Ei seine „Durchschnürung" vollendet hat, so fallen die Tochterzellen AB und P_1 nicht voneinander, sondern bleiben in unmittelbarem Kontakt, ja sie vergrößern sogar nach einiger Zeit den ursprünglich knapp bemessenen Zusammenhang zu einer breiten Berührungsfläche. In ganz derselben Weise sieht man auf allen Stufen der Embryonalentwickelung das jeweils vorhandene Zellenmaterial mit ausgedehnten Kontaktfacetten innig zusammenhalten. Erst nach dem Eintritt der völligen Reife gelangen bestimmte Zellen — die Geschlechtsprodukte — zu räumlicher Unabhängigkeit.

Fassen wir zunächst, wie immer, den deskriptiven Hergang der neuen Geschehensart schärfer ins Auge, so muß vor allen Dingen festgestellt werden, daß das Vereinigtbleiben der Blastomere von Ascaris nicht etwa auf dem Vorhandensein eines allseitigen Netzes plasmatischer Brücken oder Verbindungsstränge zwischen ihnen beruht.

Die ganze Art der Zellteilung bei Ascaris schließt zunächst die Existenz peripherer Plasmaverbindungen, wie sie Hammar (1897 p. 99) für Furchungsstadien zahlreicher Tierformen beschreibt, vollkommen aus. Denn bei Ascaris geschieht die Teilung des Eies und jeder Zelle offenkundig durch das Einschneiden einer Ringfurche, die an der äußersten Peripherie beginnt; nicht aber „interplasmatisch", wie Hammar sich denkt, d. h. als Spaltbildung innerhalb eines Grenzsaumes, der bei sämtlichen Teilungen „respektiert" wird und so auf allen Stadien die Blastomere zusammenhält.

Dagegen können allerdings bei Ascaris, wenigstens vorübergehend, gewisse (vielleicht alle?) Schwesterzellen durch primäre Brücken verbunden sein, die in der gemeinsamen Achsenrichtung liegen. Wie Herla (1894 p. 478) an konservierten Präparaten erkannte, wird bei der ersten Furchung der Plasmaleib des Eies nicht sogleich völlig durchgeteilt, sondern ein dünner, axialer Verbindungsstrang erhält sich zwischen den Tochter-

zellen. Ich selber habe im ersten Abschnitte dieser Schrift (p. 18) beschrieben, wie man an Riesenkeimen bei der Mitose der Zelle P_2 das Fortbestehen einer schmalen Brücke im Leben beobachten kann. Und ich füge jetzt hinzu, daß bei den lebendigen Rieseneiern auch die erste Furchung in ganz übereinstimmender, nachher noch etwas genauer zu besprechender Weise von statten geht.

Allein die bei der Mitose übrig bleibenden axialen Zellverbindungen sind, wie gesagt, keine dauernden. Schon Herla fand an seinen Präparaten auf einer nur wenig vorgeschrittenen Stufe des zweizelligen Stadiums keine Spur davon. Auch ich vermochte an feinen Längsschnitten des ruhenden Stadium II nur das Vorhandensein einer durchgehenden, nirgends unterbrochenen Trennungsfläche festzustellen.

Überdies käme ja doch auf solche Art, selbst wenn eine primäre Verbindung bei allen Schwesterpaaren persistierte und nach der nächsten Klüftung noch die betreffenden vier Enkel und immer größere Verwandtschaftskreise zusammenhielte, nur eine reihenweise Verkoppelung zu stande, nicht aber ein allseitiges Netz von Brücken, wie es zur Erklärung der flächenhaften und massigen Komplexbildung unerläßlich wäre. Und was sollte wohl solche Zellen zusammenhalten, deren Nachbarschaftsverhältnis überhaupt kein primäres, sondern ein nachträglich entstandenes ist? Z. B. haften doch die Zellen P_2 und B des rhombischen Vierzellenstadiums, die erst der Orientierungsvorgang aus ursprünglich weiter Entfernung zusammenführt, eben so breit und fest aneinander, als Schwesterzellen. Und wenn man etwa vermuten sollte, daß in diesem und in anderen Fällen sekundäre Plasmabrücken zwischen den Blastomeren nachträglich gebildet würden, so habe ich mich an feinen Schnitten vierzellig-rhombischer Embryonen wiederum von der Irrtümlichkeit einer solchen Annahme überzeugt.

Nach alledem haben wir die einzelnen Zellen des Ascariskeimes als selbständige, anatomisch voneinander isolierte Gebilde anzusehen, deren Vereinigung zum Komplex und breite Zusammenfügung durch besondere Faktoren vermittelt wird. Wir prüfen programmgemäß an erster Stelle, ob diese Faktoren mechanische oder physiologische sind.

A. Mechanische Faktoren.

1.

Es gibt eine Ursache, die das Vereinigtbleiben und die gegenseitige Abplattung von Furchungszellen auf eine sehr grob mechanische Art bewirken kann, bei manchen Tierformen wohl auch in der Tat bewirkt: indem nämlich die Blastomere durch eine eng umschließende feste Schale beieinandergehalten und zusammengedrängt werden. Betrachtet man einen lebenden, normalen Ascariskeim der zweizelligen oder vierzellig-T-förmigen Stufe, dessen Zellen die innere Schalenhaut nicht nur berühren, sondern in ihrer Gestalt die Wirkung einer zentripetalen Kompression sogar ganz offenkundig zur Schau tragen, so möchte man vielleicht glauben, die triviale Erklärung des Phänomens durch Schalendruck passe auch hier. Allein von der nächstfolgenden Stufe an wird der Ascarisembryo durch kompaktere Anordnung der Elemente einerseits und wirkliche Verkleinerung seines Volumens

andererseits von der Schale völlig frei. Und wenn hiernach für alle höheren Stadien die Mitwirkung des Schalendruckes schon nicht mehr in Frage kommt, so kann man sich an T-Riesen mit langgestrecktem Doppelgehäuse leicht überzeugen, daß auch im zwei- und vierzelligen Stadium der Druck oder auch nur die Berührung der Schale für die vorschriftsmäßige Zusammenfügung der Zellgesellschaft überflüssig ist.

Ebensowenig beruht unsere Geschehensart etwa auf dem Vorhandensein einer besonderen dünnen, den Keim elastisch umspannenden „Dotterhaut", wie solche wohl anderwärts gefunden werden. Membranen von dieser Beschaffenheit müssen über Furchen und Einschnitte zwischen den Blastomeren hinüberspringen; davon aber sieht man bei Ascaris mit der schärfsten Vergrößerung nichts. Auch weist ja schon die sonderbare, sperrige Gestalt mancher jüngeren T-Riesen sehr deutlich darauf hin, daß eine den Keim zusammenziehende elastische Grenzhaut nicht vorhanden ist.

2.

Nicht ganz so spielend leicht gelingt die Widerlegung des folgenden, aus einer Reihe von Gründen wahrhaft verführerischen Versuches, das uns beschäftigende Phänomen auf rein physikalische Art zu erklären. Man könnte denken, die Komplexbildung der Ascariszellen werde in derselben Weise durch Oberflächenspannung bewirkt, wie der Zusammenschluß und die Form einer Gruppe von Seifenblasen. Seit Berthold (1886) und Chabry (1887) wird diese physikalische Wirkungsart sehr allgemein für die Gestaltungsverhältnisse von Zellsystemen verantwortlich gemacht, und ist auch bereits für Ascaris von mir (1896 a p. 154) und von Boveri (1899 p. 403) in solchem Sinne verwendet worden.

Dasjenige Moment, das die Vorstellung einer kausalen Analogie zwischen dem Seifenschaum und dem Zellkomplex so überaus nahelegt, ist die hohe Ähnlichkeit, zum Teil Identität der beiderseitigen Konfigurationen. Schon die Betrachtung eines normalen, ruhenden Furchungsstadiums von Ascaris läßt kaum einen Zweifel daran zu, daß das von Plateau begründete „Prinzip der kleinsten Flächen", nach welchem die Seifenschaumlamellen geordnet sind, auch hier die Form und Stellung wenn nicht aller, so doch der meisten Grenzflächen und Scheidewände beherrschen müsse. Wie die Kammern des Schaumes, so sind die Zellen scharfkantig-polyedrisch geformt und fügen sich — von der Furchungshöhle abgesehen — lückenlos aneinander. Alle Kantenwinkel des Zellkomplexes betragen 120°, so daß immer je drei Flächen längs einer Kante zusammenstoßen. Alle freien Oberflächen sind sphärisch gewölbt. Sodann: sehr häufig sind die Kontaktfacetten eben, und zwar besonders da, wo auch die Anordnung der Zellen mit derjenigen von Seifenschaumkammern übereinstimmt. Und endlich: die Form der meisten Zellen ist eine „isometrische"; das heißt, soweit die Polyedrie es gestattet, sind alle ihre Dimensionen ungefähr gleich. — In der beschränkenden Fassung der beiden letzten Sätze liegt ein Hinweis auf das Vorhandensein gewisser Differenzen, in denen der lebendige Zellkomplex eigene Wege geht; worüber wir in späteren Kapiteln noch verhandeln werden. Aber offenbar sind die Einzelheiten, in denen die Konfiguration des Ascariskeimes dem Prinzipe der kleinsten Flächen genau entspricht, so zahlreich und zum Teil so durchgreifend allgemein, daß die kausale Beteiligung des Prinzips eigentlich schon hierdurch bewiesen ist.

Und sollte etwa die rein normal-deskriptive Beurteilung noch einen Rest von Möglichkeit für die a priori höchst unwahrscheinliche Annahme bestehen lassen, daß die typisch detaillierte Polyedrie der Ascariszellen von jeder einzelnen aktiv hervorgebracht würde und die Ähnlichkeit mit Seifenschaumformen nur eine „zufällige" wäre, so würde diese letzte Möglichkeit durch die abnormen Keime völlig zerstört. Es zeigt sich nämlich, daß die normalerweise vorhandenen Kanten, Flächen und sonstigen Details einer Zellgestalt bei atypisch verändertem Arrangement der Blastomere durchaus nicht etwa beständig sind, sondern widerstandslos preisgegeben und durch neue Formen ersetzt werden, an denen die Übereinstimmung mit dem Plateauschen Prinzipe mindestens eben so scharf, oft noch schärfer hervortritt, als vorher. Man betrachte nur die Konfiguration des ganz abnorm geordneten Ektoderms an dem auf Taf. II, Fig. 17 und 18 dargestellten Riesen: es sieht aus, wie ein Seifenschaum. Oder man denke an die geometrisch-regelmäßigen Formen, die das isolierte Ektoderm des Dreifachzwillings auf seiner vier-, acht- und sechzehnzelligen Stufe erkennen ließ (Taf. II, Fig. 57—59). Die Ektodermzelle B, die in der normalen Entwickelung drei ebene Kontaktflächen trägt, verliert bei den gewöhnlichen T-Riesen eine davon, beim Dreifachzwilling (Taf. IV, Fig. 53) noch eine zweite: hier, wie in anderen Fällen, vergrößert sich an Stelle jeder verschwundenen Facette die freigewölbte Außenfläche — wie beim Seifenschaum. Und niemand kann bezweifeln, daß die Zellen A und B und überhaupt jede gesunde Furchungszelle von Ascaris, von der Berührung mit anderen völlig befreit, sich unter Verlust aller Ecken und Kanten nach allen Richtungen hin rundlich umgrenzen und — falls es eine isometrische Zelle war — sogar zur reinen Kugelform übergehen würde. Die kausale Verknüpfung aller jener typischen, wie atypischen Gestaltungsmomente von Ascaris mit dem Prinzipe der kleinsten Flächen ist also endgültig festgestellt.

3.

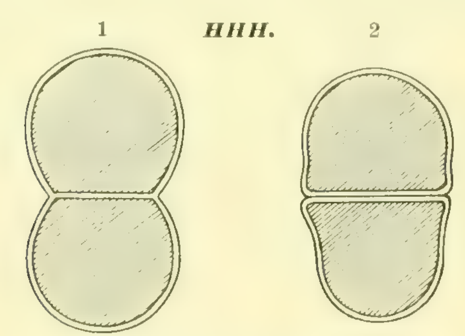
Aber damit ist keineswegs entschieden, daß nun auch diejenige besondere Geschehensart, die im Ascariskeim nach der Schablone des Plateauschen Prinzipes wirkt, gerade dieselbe Sorte von Oberflächenspannung sein müsse, wie beim Seifenschaum. Es gibt, wie wir bald sehen werden, auch andere Kräftekombinationen, denen die gleiche geometrische Betätigungsform eigentümlich ist. Und daß speziell bei Ascaris die für das Prinzip charakteristischen Kanten, Ecken und Winkel auf eine ganz andere Weise zu stande kommen müssen, als beim Schaum, ergibt sich aus folgendem.

Das Lamellensystem eines Seifenschaumes stellt ein einziges, in sich zusammenhängendes Quantum Flüssigkeit dar, dessen Gesamtoberfläche auf Grund ihrer überall gleichartigen Spannung nach dem erreichbaren Minimum strebt. Hiermit aber läßt sich ein Zellkomplex, — wie Driesch schon 1892 (p. 535) hervorgehoben hat, seitdem aber nicht immer genügend bedacht worden ist —, nicht ohne weiteres vergleichen. Ein einfaches Agglomerat von flüssigen Blastomeren brächte bloß auf Grund der Spannung seiner Oberflächen weder den Zusammenschluß noch die dem Plateauschen Prinzip konforme Ausgestaltung der Kontaktflächen hervor; und zwar selbst dann nicht, wenn man mit Roux (1896) die Annahme macht, daß die Spannung an den Kontaktfacetten eine geringere sei, als an den

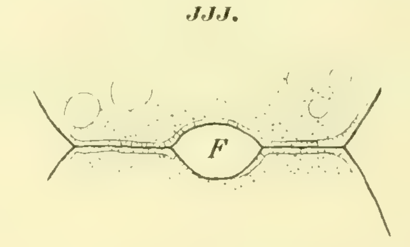
freien Außenflächen. Solange an den inneren Berührungsflächen überhaupt eine positive Spannung besteht, würde diese lediglich eine Abrundung jeder einzelnen Zelle und eine Trennung des Komplexes bewirken können. Will man also Oberflächenspannung nach Art des Seifenschaumes als Ursache der dem Plateauschen Prinzip entsprechenden Zellenzusammenfügung gelten lassen, so setzt dies unbedingt voraus, daß eine die Zellen umhüllende und miteinander verbindende, in sich zusammenhängende und homogene „Zwischenschicht“ vorhanden ist, deren Oberflächenspannung die des eigentlichen Zellprotoplasma übertrifft. Eine solche Flüssigkeitsschicht würde sich dann verhalten, wie das Seifenwasser im Seifenschaum, und der Zusammenschluß der Zellen, wie die Übereinstimmung ihrer Gestalten mit dem Plateauschen Prinzipe wären leicht erklärt (Fig. HHH 1).

Nun kann ja eine flüssige Hüll- und Zwischenschicht von der geforderten Beschaffenheit bei irgendwelchen Zellkomplexen in der Tat vorhanden sein, ist wohl auch wirklich hie und da gefunden worden. Es ist aber gewiß, daß sie bei Ascaris fehlt.

Bei flüchtiger Betrachtung geeignet konservierter Ascariskeime, etwa des zwei- oder vierzelligen Stadiums, könnte man allerdings zunächst der gegenteiligen Ansicht sein. Man



1 und 2 Schemata von hypothetischen Zellmembranen im Stadium II.



Optischer Schnitt durch die Scheidewand eines Stadiums II; Alkohol-Essigsäure-Konservierung. F eingesprengter Flüssigkeitstropfen.

sieht sehr deutlich — und es ist längst bekannt —, daß nicht nur alle Zellen an ihrer freien Oberfläche von einer dünnen, doppelkonturierten Hüllschicht umgeben sind, sondern daß Schichten von ganz der gleichen Lichtbrechung, Struktur und Färbbarkeit zwischen die Blastomere hereindringen, und sie überall voneinander scheiden. Für unsere Frage aber kommt es darauf an, ob eine solche Zwischenplatte eine in sich zusammenhängende Lamelle von flüssigem Protoplasma ist, wie die schematische Figur HHH 1 zur Anschauung bringt, oder aber nach der Art der Fig. 2 eine Doppelscheibe, in der die beiderseitigen Zellmembranen sich nur berühren, aber nicht vereinigen. Die schärfere Untersuchung zeigt, daß das letztere der Fall ist. Schon van Beneden und Neyt (1887, Taf. I, Fig. 12), Boveri (1888 p. 131), Herla (1894 p. 476) haben die Zwischenplatte des zweizelligen Stadiums als doppelte beschrieben und dargestellt. Ich selbst habe mich an mannigfach variierten Totalpräparaten der Stadien II und IV, sowie an feinen Schnitten von der unbedingten Richtigkeit dieser Auffassung überzeugen können.

Nun macht man gelegentlich, auch an lebendigen Eiern, die verdächtige Beobachtung, daß die „Grenzflächen“ der Blastomere, die in der Profilansicht als feine Linien erscheinen

sollten, auffallend scharf markiert und glänzend sind, — als läge dennoch zwischen den beiderseitigen Zellmembranen eine besondere, überaus dünne Zwischenschicht, die dann natürlich durch ihre Oberflächenspannung die Rolle des Seifenwassers im Seifenschaum übernehmen könnte. Um hierüber Klarheit zu gewinnen, untersucht man zweckmäßig solches Eiermaterial, bei welchem zwischen den beiden ersten Furchungszellen sich allemal ein eingesprengter Tropfen derselben Flüssigkeit befindet, die auch den Raum zwischen Schale und Embryo erfüllt (Herla 1894; v. Erlanger 1897 p. 430) — eine Varietät, die nicht eben selten ist. Gäbe es nun eine zusammenhängende Zwischenschicht von besonderer Substanz, so müßte dieselbe an dem linsenförmigen Tröpfchen sichtbar werden, sei es nun, daß sie frei den kleinen Raum durchspannte, oder einseitig an ihm vorüberzöge. Aber keins von beidem ist je der Fall (Fig. JJJ). Sondern der Tropfen erscheint von nichts anderem ringsum begrenzt, als von der nackten Alveolarschicht, genau so, wie sie überall die freien Oberflächen bildet. Vermutlich entsteht die glänzende Zwischenzone dadurch, daß außer dem großen Tropfen noch eine Menge winziger Tröpfchen der den Embryo umspülenden Flüssigkeit zwischen die Blastomere eingedrungen sind; Fälle, wie sie Herla (1894 p. 479) beschreibt, und ich ebenfalls häufig gesehen habe, wobei eine Schichte kleinerer, linsenförmiger Einschlüsse, die sich berühren, fast die ganze Breite der Kontaktfläche erfüllt, bilden zwischen beiden Extremen einen Übergang.

Wir haben damit festgestellt, daß die Furchungszellen von Ascaris keinesfalls durch zähflüssige, in sich und untereinander zusammenhängende Zwischenschichten verbunden sind. Unter solchen Umständen aber fällt die kausale Vergleichbarkeit mit einem Seifenschaum hinweg.

Da nun außer den zweierlei a priori möglichen Faktoren, die wir auf ihre Leistungsfähigkeit geprüft und als unverwendbar erwiesen haben, andere rein mechanische Ursachen der Komplexbildung nicht zu Gebote stehen, so kann das Vereinigtbleiben der Ascariszellen und ihre dichte, polyedrische Zusammenfügung überhaupt kein rein mechanischer Vorgang sein: es müssen mindestens zum Teil physiologische Leistungen der Blastomere dabei eine Rolle spielen.

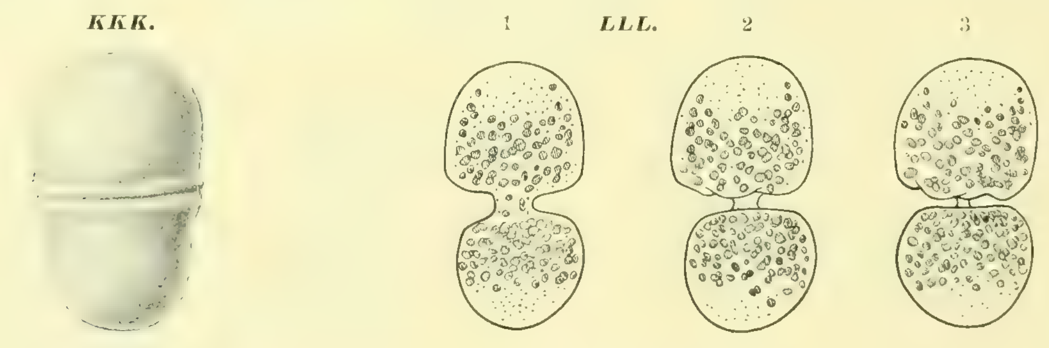
B. Physiologische Faktoren.

1.

Wenn wir sehen, daß eine Gesellschaft anatomisch unabhängiger Blastomere sich dicht zusammendrängt, ohne durch rein mechanische Gründe hierzu gezwungen zu sein, so bleibt von vornherein kaum eine andere Deutung übrig, als die, daß zwischen den Zellen eine gegenseitige, durch chemische Reize vermittelte Anziehung besteht. Die Annahme einer solchen Geschehensart für Ascaris ist um so weniger gewagt, als Roux (1894) bekanntlich im stande war, an künstlich isolierten Froschblastomeren attraktive Wechselwirkungen (Cytotropismus) einwandfrei nachzuweisen; eine schöne Entdeckung, die später Rhumbler (1899 p. 77) für Zellen von Triton bestätigt hat. — Nun wäre ja in dieser für unser gegenwärtiges Problem, wie auch für spätere Fragen überaus wichtigen Angelegenheit sehr erwünscht, wenn man mit Ascariszellen die Rouxschen Experimente

wiederholen könnte. Leider geht das nicht. Aber es gibt zum Glück auch bei Ascaris tatsächliche Unterlagen, durch die unsere a priori wahrscheinliche Hypothese ausreichend gesichert wird.

Ich habe in meiner deskriptiven Arbeit (1896 a) auf eine besonders in frühen Stadien auffallende Eigentümlichkeit der freien Zelloberflächen von Ascaris hingewiesen, die darin besteht, daß eine solche Fläche während der Ruhezeit nicht gleichmäßig gewölbt ist, sondern ringsum an ihrem Rande, wo sie mit den Kontaktfacetten zusammentrifft, niedrige, aber deutlich vorspringende Wülste bildet; daraus ergibt sich eine viel ausgedehntere Berührung der Zellen, als nach dem Prinzip der kleinsten Flächen zu erwarten wäre (Fig. KKK). Form und Lage dieser Wülste sind in der normalen Entwickelung für jede Furchungszelle typisch vorgeschrieben. Dennoch werden sie sicher nur durch das Kontaktverhältnis, nicht etwa durch eigene, völlig unabhängige Selbstgestaltung der Zelle hervorgebracht. Denn an den verlagerten Zellen der T-Riesen verschwinden die Wülste, sobald die normalerweise anstoßende Kontaktfacette verloren geht. Und umgekehrt stellen sie sich zuverlässig und in der gewöhnlichen Ausbildung überall ein, wo irgend ein neues, atypisches



Stadium II mit Randwülsten.

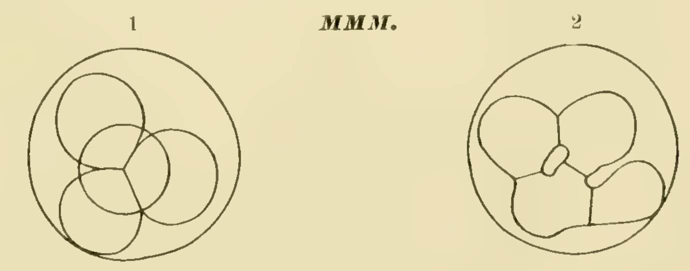
Durchschnürung eines Rieseneies, nach dem Leben.

Berührungsverhältnis, selbst zwischen Zellen zweier Einzelkeime, gewonnen wurde. Diese vollkommene und allgemeine Abhängigkeit der Wulstbildung vom Zellkontakt wird einerseits durch das Verhalten der zwei isolierten Ektodermzellen des Dreifachzwillings (Taf. IV, Fig. 55), andererseits durch die beiden an der Grenze der Zwillingsindividuen atypischerweise zusammenstoßenden Zellen P_2 (ebenda Fig. 49) vortrefflich illustriert. — Im Leben erscheinen die Ringwülste hell, und es sieht, besonders in den Stadien II und IV, beinahe aus, als wenn jede der beiden Nachbarzellen mit einem niederen, ringförmigen Pseudopodium auf die andere hinübergekrochen wäre. Aus dem Vorhandensein der Wülste schloß ich schon damals (1896 a p. 165) auf eine attraktive oder adhäsive Wechselwirkung zwischen sämtlichen Furchungszellen; versäumte jedoch, die richtige Folgerung zu ziehen: daß dann eine Oberflächenspannung à la Seifenschaum zur Erklärung der Komplexbildung überhaupt überflüssig sei.

Seither hatte ich Gelegenheit, an Riesenkeimen die Durchschnürung von Zellen, auch des Eies selbst, unter günstigeren Umständen zu beobachten, als die normale Entwickelung sie je gewährt, und fand dabei weitere, recht überzeugende Beweise für das Bestehen und frühzeitige Auftreten einer Attraktion. Schon die auf S. 18 dargestellte Mitose der Zelle P_2 läßt erkennen, daß die eine Tochterzelle sich in der Richtung auf die andere

bereits abzuplatten beginnt, ehe die beiden getrennten und nur durch den axialen Verbindungsstrang zusammengehaltenen Blastomere sich zu neuem Kontakt genähert haben. Aber viel schöner noch sieht man den eigentümlichen Vorgang bei der ersten Furchung von Rieseneiern, die frei in einer langgezogenen Doppelschale liegen, und so dem Drucke, der die zwei ersten Blastomere normalerweise aufeinanderpreßt, entzogen sind (Fig. LLL 1—3). Wenn die helle, längsgestreifte Brücke noch ziemlich starkes Kaliber besitzt, pflegt eine nahezu halbkugelige Abplattung der Tochterzellen sich bereits auszuprägen. Allmählich treten dann ringsum die Randpartien über das Niveau der einander zugekehrten Flächen ein wenig hinaus, aber nicht gleichmäßig, sondern in welligen Lappen, wie Pseudopodien; fast unwiderstehlich drängt sich dadurch die Vorstellung auf, als strebten beide Zellen nach gegenseitigem Kontakt, und würden nur durch den schlanken, axialen Verbindungsstrang wie durch einen steifen Strebepfeiler einander ferngehalten. Schließlich aber tritt die Berührung wirklich ein, und zwar, wie sich nach dem Vorausgegangenen schon denken ließ, zuerst in den vorgedrängten Randpartien; so daß das letzte Schicksal des immer dünner gewordenen Fädchens in allen Fällen dem Auge entzogen war. —

Endlich spricht noch folgendes mit Nachdruck für unsere Hypothese eines aktiven Zusammendrängens der Blastomere. Wenn Furchungszellen von Ascaris auf irgend eine



1 Vierzelliges Stadium nach Kältewirkung; 2 desgl. nach Radiumbestrahlung.

Art stark geschädigt sind, so reduzieren sie in der Regel ihren gegenseitigen Kontakt, und wenn die Schädigung zum Tode führt, nicht selten so weit, daß sie abgerundet wie ein Haufen Schrotkugeln beieinanderliegen. Z. B. stellt Fig. MMM 1 ein durch Kälte geschädigtes Vierzellenstadium dar (zur Strassen 1898b p. 664). Und Fig. MMM 2 zeigt die eigentümliche Verminderung des Zusammenhanges, den eine Serie von Ascariseiern unter der Einwirkung von Radiumbestrahlung erlitten hatte. Roux, der den Vorgang der Kontaktlösung an „spontan" absterbenden Froschembryonen zuerst gesehen und als „Framboisia embryonalis" bezeichnet hat (1885 p. 150), vermochte ihn später am selben Objekt durch allerhand Chemikalien, sowie durch elektrische Durchströmung künstlich hervorzurufen (1899 p. 355), und deutet ihn, offenbar mit Recht, als das Ergebnis des Aufhörens derjenigen Zellfunktion, die im gesunden Keim den dichten Zusammenschluß der Elemente bedingt. Dann muß aber auch für Ascaris die Vermutung, daß die Gleichartigkeit des Krankheitsbildes nach vielerlei Schädigung durch den Ausfall einer normalerweise vorhandenen, vielleicht besonders empfindlichen Lebenstätigkeit verursacht werde, äußerst wahrscheinlich sein.

Halten wir jetzt die drei Indizien, die wir der typischen und abnormen Entwickelung entnommen haben, zusammen und bedenken dann, daß nach Zurückweisung aller mechanischen Erklärungen die Hypothese einer gegenseitigen Attraktion der Zellen als Ursache der Komplexbildung die fast allein mögliche war, so dürfen wir diese Annahme wohl als bewiesen gelten lassen.

2.

Die aktive, cytotropische Zusammendrängung der Ascariszellen, zu deren Anerkennung wir uns entschlossen haben, bedeutet jedoch nur die eine Hälfte des Problems. Die zweite ist diese: warum die zum Komplex vereinigten Elemente sich derartig gruppieren und gestalten, daß ihre Anordnung und Form, die Gestalt ihrer Flächen, Kanten und Ecken, die Größe der Winkel in den allermeisten Fällen der Konfiguration eines Seifenschaumes zum Verwechseln ähnlich wird. Denn diese frappante Übereinstimmung in der Gestaltung eines körperlichen Lamellensystems von zäher Flüssigkeit und der eines sozusagen bloß geometrischen Verbandes von Grenzflächen und Zwischenräumen ist offenbar nichts weniger als selbstverständlich.

Nun hat der Botaniker Zimmermann (1891 p. 159) für pflanzliche Zellsysteme hervorgehoben, daß eine dem Plateauschen Prinzip konforme Ausgestaltung auch durch Turgorspannung mechanisch zusammengedrängter Zellen entstehen könnte. Der Turgor verleiht den Zellen eine Tendenz sich kugelig abzurunden. Da sie hieran durch Raummangel verhindert und vielmehr genötigt sind, unter ausgedehnter gegenseitiger Berührung polyedrische Formen anzunehmen, so wird wenigstens nach Möglichkeit, eventuell unter Zuhilfenahme von Gleitbewegungen, die Vermeidung allzu scharfer Kanten und spitzer Ecken angestrebt. Hierbei wird zumeist der Vorteil, den eine Zelle gewinnt, nachteilig für ihre Nachbarzellen sein. Es resultiert ein Kampf aller einzelnen Rundungstendenzen, und der Gleichgewichtszustand, der schließlich erreicht wird, ist aus begreiflichen Gründen von solcher Beschaffenheit, daß die Gesamtheit aller Scheidewände aussieht, wie ein Seifenschaum. Das gleiche Grundprinzip vermochte Roux (1896 b) mit Hilfe von schwimmenden Öltropfen, die durch den kreisförmigen Rand eines Weinglases zusammengedrängt waren, sehr hübsch zu demonstrieren. Die Tropfen strebten natürlich jeder für sich, und zwar in diesem Falle auf Grund ihrer individuellen Oberflächenspannung, nach der Kugelgestalt. Unter dem Zwange des knappen Raumes aber gruppierten sie sich so und nahmen solche Formen an, daß die Ähnlichkeit der Tropfengesellschaft mit gewissen, dem Plateauschen Prinzip entsprechenden Furchungsstadien eine ganz frappierende war. Wie man sieht, kommt auf die spezielle Natur der hierbei wirkenden Faktoren nichts an. Ganz allgemein produzieren Aggregate plastischer, gleitfähiger Körper, von denen aus irgend einem Grunde jeder einzelne sich abzurunden strebt, während doch alle durch irgend einen anderen Faktor auf beschränkten Raum zusammengedrängt werden, eine Konfiguration ihrer Grenz- und Scheidewände, die einem Seifenschaume so ähnlich ist, wie die von Ascaris.

Hier bietet sich offenbar ein neuer und aussichtsvoller Weg, zur Lösung der uns beschäftigenden Frage vorzudringen. Denn von den zwei verbündeten Faktoren, deren das

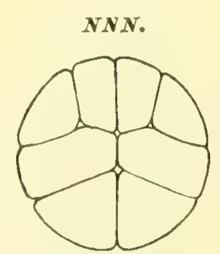
Prinzip bedarf, ist ja der eine, nämlich die zentripetale Zusammendrängung, bei Ascaris bestimmt vorhanden; und es macht für den Erfolg keinen Unterschied, daß die mechanische Druckwirkung der von Zimmermann und Roux behandelten Fälle bei uns durch eine physiologisch vermittelte gegenseitige Attraktion der komplexbildenden Elemente vertreten wird. Aber auch ein Faktor der zweiten Sorte: einer, der nach individueller Abrundung aller Konstituenten strebt, muß im Ascaris-Zellkomplex wirksam sein; tritt doch, wie wir gesehen haben, bei den verschobenen und ihrer typischen Nachbarschaft zum Teil beraubten Zellen abnormer Keime an die Stelle jeder verlorenen Kante oder Kontaktfacette sogleich eine entsprechende Vergrößerung der freien, kugelig gewölbten Oberfläche. Nur wissen wir noch nicht, auf welchen Gründen diese fraglos vorhandene Rundungstendenz der Ascariszellen eigentlich beruht.

Die zur Zeit verbreitetste Auffassung vom Aggregatzustande lebendiger Blastomere, in unserem Falle noch besonders verstärkt durch den suggestiven Vergleich mit Roux' Öltropfenexperiment, drängt uns fast zu der Annahme, die Zellen strebten einfach vermöge der homogenen Spannung ihrer individuellen flüssigen Oberflächen, wie irgend ein Tropfen, nach der Kugelgestalt. Allein gegen diese ihrer Sparsamkeit wegen sympathische Annahme spricht doch zu viel, als daß sie bestehen könnte. Man hat für gewöhnlich gar keine Gelegenheit, sich über die Konsistenz der Oberflächenschicht an lebenden Ascariszellen ein auf Beobachtung beruhendes Urteil zu bilden. So habe auch ich mir diese Schicht — unter dem Eindrucke der verblüffenden Seifenschaumähnlichkeit des Ganzen — anfangs als relativ leichtflüssig vorgestellt; woran die Tatsache, daß der helle Saum an konservierten Eiern häufig wie eine starre Membran erscheint, natürlich nichts ändern konnte. Aber die Beobachtung jener sonderbaren Ereignisse, durch die unser Dreifachzwilling in zwei ungleichwertige Stücke aufgeteilt wurde, belehrte mich eines besseren. Die helle äußere Plasmaschicht erwies sich vielmehr als ungemein zähe, zog sich zu einem dünnen Faden aus, und als derselbe endlich gerissen war, blieb ein winziges Stümpfchen an einer der isolierten Ektodermzellen noch mehrere Stunden lang stehen. Es war ganz gewiß, daß mindestens an dieser Stelle und während der Zeit, in der das Stümpfchen sich erhielt, die Hautschicht nicht leichtflüssig, sondern von einer Zähigkeit war, die an Festheit grenzte. Unter solchen Umständen aber wird es schwer zu glauben, daß die Oberflächenspannung dieser selben Schicht der Faktor sei, der den Zellen die energische und kontinuierlich wirkende Rundungstendenz, deren das Prinzip bedarf, verleihen könnte.

Aber selbst wenn die Zellen von Ascaris genügend flüssig wären, um bloß auf Grund dieses Zustandes einzeln die Kugelgestalt anzustreben, so könnte diese Tendenz doch innerhalb des Zellkomplexes nicht als gestaltender und ordnender Teilfaktor wirksam sein. Wir sind doch zu der Überzeugung gelangt, daß zwischen den Zellen eine attraktive, irgendwie chemisch vermittelte Wechselwirkung bestehen müsse. Das ist so ziemlich das Gegenteil einer zur Abrundung führenden positiven Oberflächenspannung. Zum mindesten könnten die Oberflächen der Zellen, die aus der Umgebung von chemischen Stoffen berührt und verändert werden, nicht homogen gespannt sein und könnten darum auf Form und Stellung der Scheidewände nicht in solcher Weise wirken, daß die Gesamtanordnung dem Prinzipe der kleinsten Flächen entspricht.

Endlich verdient noch folgendes Bedenken gegen die Annahme einer positiv gespannten, flüssigen Oberfläche an Ascariszellen hervorgehoben zu werden. Wenn individuelle Flüssigkeitstropfen, wie in Roux' Versuch, zusammengedrängt und zur Ausbildung breiter Kontaktflächen gezwungen sind, so kommt es doch zwischen den konvergierenden Flächen eines Tropfens nicht zur Entstehung wirklicher Kanten und Ecken. Die Oberflächenspannung nimmt mit dem Krümmungsgrade zu; und wenn an einem Tropfen das schmale Grenzgebiet zwischen zwei benachbarten Kontaktflächen eine gewisse Kleinheit des Krümmungsradius unterschreitet, so wird an dieser Stelle die Spannung eine relativ so gewaltige, daß sie einer ferneren Zuschärfung erfolgreich widersteht. Aus diesem Grunde tritt zwischen je drei benachbarten Tropfen nicht eine gemeinsame, lineare Berührungskante auf, in der die drei Scheidewände unmittelbar zusammentreffen; sondern ein enger, prismatischer, von gewölbten Flächen begrenzter Hohlraum bleibt zwischen den Zellen frei, in dessen Kanten die Scheidewände einzeln übergehen, wie aus den Zeichnungen Roux' zu ersehen ist (Fig. NNN). Solche prismatische Zwischenräume aber sind an den Zellkomplexen von Ascaris unbekannt.

NNN.



Zusammengedrängte Öltropfen. Kopie nach Roux.

Aus allen diesen Gründen muß die Annahme, daß die Rundungstendenz der komplexbildenden Ascariszellen auf individueller Oberflächenspannung beruhe, endgültig aufgegeben werden. Da aber auch der von Zimmermann verwendete Faktor der Turgorspannung, der natürlich das Vorhandensein einer im Leben scharf begrenzten Zellmembran voraussetzt, für unseren Fall nicht leistungsfähig ist, und andere mechanische Erklärungsgründe, soviel ich sehe, nicht zu Gebote stehen, so muß wohl die Ursache der Rundungstendenz eine aktive, physiologische sein.

Der Vorgang der Komplexbildung von Ascaris besteht demnach für uns aus zwei physiologischen Faktoren. Die Zellen streben erstens auf Grund unbekannter innerer Zustände oder Vorgänge einzeln nach Abrundung, zum größeren Teil sogar nach der Kugelgestalt. Aber dieselben Zellen üben zweitens eine gegenseitige Anziehung aus, die das Rundungsbestreben überwindet und eine lückenlose Zusammenfügung mit breiten Polyederflächen erzwingt; hierbei kann sich die Rundungstendenz nur noch insofern geltend machen, als sie auf eine spezielle Ausgestaltung und Ordnung aller Scheidewände hinarbeitet, die mit der Konfiguration eines Seifenschaumes äußerlich fast identisch ist.

Vergleichen wir zum Schluß die Kausalität des hier analysierten Geschehens mit derjenigen aller bisher betrachteten Vorgänge der Formbildung, so tritt ein wichtiger Unterschied klar zutage. Die Entscheidung über den Teilungstermin, die Richtung der

Spindel, die relative Größe der Produkte waren ausschließlich eine innere Angelegenheit der betreffenden Zelle selbst, und die Umgebung war nicht einmal in der bescheidenen Rolle einer „Vorbedingung“ daran beteiligt. Bei der Komplexbildung liegt es anders. Zwar ist das „Verhalten“ der einzelnen komplexbildenden Zelle, d. h. die Art, wie sie typische Leistungen auf Grund innerer Organisationsverhältnisse vollbringt, eben so unabhängig von der Umgebung als dort. Aber der typische Erfolg ihres Verhaltens „bedingt“ das Vorhandensein der Umgebung und ihrer typischen Beschaffenheit. Ohne die physiologische Mitwirkung der Nachbarzellen entstünde aus der Tätigkeit der Zelle noch keine „Attraktion“. Und Einzelheiten des Effektes, nämlich die typisch-polyedrische Form der Zelle, werden durch mechanische Massenkorrelation (Roux 1885 p. 504) mit der Umgebung unmittelbar herbeigeführt.

Sechstes Kapitel.

Epithelbildung und epitheliale Zellgestalt.

1.

Die Frage der Komplexbildung ist so von uns behandelt worden, als wenn in allen Stadien die Zusammenfügung der jeweils vorhandenen Zellen eine vollkommen dichte und nach allen Richtungen hin lückenlose wäre. In Wirklichkeit trifft dies nicht zu. Vielmehr wird die Lückenlosigkeit des Komplexes durch ein besonderes Moment der Formbildung eingeschränkt, dessen Vorhandensein zwar für die Erörterungen und Resultate des vorigen Kapitels ohne Bedeutung war und dort außer acht gelassen werden durfte, das aber jetzt für sich ein neues und wichtiges Problem repräsentiert, — in Wahrheit wieder ein Doppelproblem: die Anordnung eines Teiles der Blastomere zu einem einschichtigen, die Furchungshöhle begrenzenden „Epithel" und die damit verbundene Entstehung der „epithelialen" Zellgestalt.

Der deskriptiv-normale Hergang ist folgender. Noch unmittelbar nach der Klüftung des vierzelligen Stadiums pflegt der Zusammenschluß aller Zellen ein vollkommen dichter zu sein. Indem aber die neu entstandenen acht Blastomere durch Gleitbewegungen in ihre definitive, rundliche Gesamtkonfiguration übergehen, geschieht es, daß im Zentrum des Ganzen ein kleiner polyedrischer Hohlraum freigegeben wird, den eine helle Flüssigkeit erfüllt: das ist der Anfang der Furchungshöhle. Recht häufig aber fällt der Ursprung des Blastocöls in eine noch frühere Zeit der Ontogenesis. Ich wies im vorigen Kapitel auf die verbreitete, längst bekannte Erscheinung hin, daß mitten in der Scheidewand der beiden ersten Furchungszellen ein linsenförmiger, von klarer Flüssigkeit erfüllter Hohlraum gefunden wird. Dies eingesprengte Tröpfchen erhält sich während der folgenden Klüftung und liegt im fertigen Vierzellenstadium, ohne gewachsen zu sein, im Winkel zwischen den beiden Ektodermzellen und EMSt. Beim Eintritt der neuen Mitosen aber vergrößert der kleine Raum sich rasch, begibt sich, indem er erst die beiden Töchter von EMSt, dann P_3 und schließlich auch C berührt, in den Mittelpunkt des Zellkomplexes und wird zur typischen Furchungshöhle. Bei sämtlichen Eiern wächst hierauf das Blastocöl durch einige Stadien hindurch heran, bildet eine ansehnliche Blase von länglicher Gestalt, um endlich zur Zeit der Gastrulation und des Versinkens mesodermaler und anderer Zellengruppen wiederum auf schmalere Spalträume reduziert zu werden.

An der Begrenzung der Furchungshöhle nehmen die beiden Haupt-Zellfamilien in ungleicher, für jede charakteristischer Weise teil. Die obere, das primäre Ektoderm, gruppiert sich auf allen Stadien der frühen Ontogenesis einschichtig um

den leeren Raum, so daß jede ihrer Zellen mit einer freigewölbten Fläche gegen die Furchungshöhle, mit einer zweiten nach außen gewendet ist, während die wechselseitigen Kontaktfacetten eine am Zellkörper ringsum laufende Zone bilden. Dabei ist die Gestalt der Zellen eine keilförmig nach innen verjüngte. Und zwar richtet sich die Konvergenz der Seitenfacetten und der Größenunterschied der inneren und äußeren freien Oberfläche nach dem Krümmungsgrade des Epithelstückes, in dem die betreffende Zelle gelegen ist, d. h. nach dem Verhältnis zwischen seinem Radius und seiner Zellenzahl. Bei sehr geringer Anzahl der verbundenen Zellen und stark prononcierter Krümmung, wie sie noch zum Beginn der vierzelligen Entwickelungsstufe des primären Ektoderms besteht, fehlt die innere freie Fläche ganz und mit ihr die Furchungshöhle: die Zellen stoßen mit ihren basalen Enden unmittelbar an die Elemente der Ventralfamilie. Aber darin liegt wohl kaum ein Grund, den allerersten Stufen des primären Ektoderms — wenigstens in physiologischem Zusammenhange, — den epithelialen Charakter abzusprechen; um so weniger, als ja nicht selten die Furchungshöhle in diesen frühen Stadien bereits durch einen kleinen Hohlraum vertreten ist, und dann den ersten Ektodermzellen, ja selbst der Stammzelle AB eine „innere" freie Oberfläche keineswegs fehlt. — Eine geometrisch so einfache, ausgeprägt epitheliale Gruppierung wie dem primären Ektoderm kommt den Elementen der unteren Familie nicht zu. Hier sind die Zellen im Umkreis der Furchungshöhle kompakter und minder regelmäßig zusammengefügt, besonders im Darm und Mesoderm; während allerdings die Deszendenz der Schwanzzelle C frühzeitig ein Verhalten zum Ausdruck bringt, das sie dem primären Ektoderm in allen Punkten nähert, so daß auf späteren Stadien beide Gruppen zur gemeinsamen Bildung einer ausgedehnten Epithelschicht verbunden sind.

Auf jeder Stufe ihrer Bildung und Entfaltung ist die Furchungshöhle normaler Keime ein vollständig abgeschlossener Raum. Manchmal, wenn eine Zelle des begrenzenden Epithels in der Durchschnürung begriffen ist, möchte man hieran zweifeln: es scheint, als wenn zu beiden Seiten der immer dünner werdenden Plasmabrücke die Höhle offen stände. Dreht man aber das Ei nach allen Richtungen und beobachtet scharf, so findet man allemal, daß beiderseits Nachbarzellen in spitze, flache Zipfel ausgezogen sind, die sich vollkommen dicht an die in Teilung begriffene Zelle schmiegen und das Blastocöl geschlossen halten. Hierin spricht sich eine starke Abneigung der Zellen aus, die gegenseitige Berührung aufzugeben; wie ja schon bei der Zerreißung des Dreifachzwillings ein überraschend zäher Zusammenhang erkennbar geworden war.

In einer kleinen Schrift über die „Mechanik der Epithelbildung" (1903) hatte ich Gelegenheit, im Rahmen der allgemein gehaltenen Analyse auch Daten aus der Entwickelungsgeschichte von Ascaris herbeizuziehen. Durch jene vorgreifende Verwendung aber wird eine neue Analyse des Gegenstandes an dieser Stelle nicht überflüssig: wir gehen hier auf eine erschöpfendere Behandlung der Frage aus, soweit sie Ascaris betrifft. Andererseits ermöglichen die in früheren Kapiteln gewonnenen Ergebnisse im Vergleich zu meiner damaligen Schrift eine wesentliche Vereinfachung der Argumentation.

Uns ist jetzt bekannt, daß zwischen den Zellen des Ascariskeimes „gegenseitige Anziehung" besteht. Setzen wir voraus — was bis zum etwaigen Beweise des Gegenteils offenbar geboten ist —, die Zellen verhielten sich hierin isotrop, d. h. die Attraktion jeder Zelle wirkte gleichmäßig an ihrer ganzen Oberfläche, so ergäbe sich

daraus für jede von ihnen eine *zentripetal gerichtete Bewegungstendenz*. Nun sind die Blastomere in derjenigen Stellung, in der sie geboren werden, nicht etwa fixiert, sondern fähig zu gleiten; führen sie doch nach jeder Klüftungsperiode durch gegenseitige Verschiebungen eine Anordnung herbei, die dem Prinzipe der kleinsten Flächen entspricht. Unter solchen Umständen müßten die Zellen, trotz der von Stadium zu Stadium durchgeführten paratangentialen Teilungsweise, immer wieder zu ganz soliden Klumpen zusammengezogen werden. Wenn dies in Wirklichkeit aber nicht geschieht, so muß entweder *eine besondere mechanische oder physiologische Ursache vorhanden sein, die die zentralwärts drängenden Blastomere an der Peripherie zurückbehält*; oder — die gegenseitige Anziehung der Zellen *ist keine isotrope*.

2.

Von Haus aus die einfachste und ansprechendste Hypothese ist, wie gewöhnlich, eine mechanische. Wenn man voraussetzt, daß die Flüssigkeit, die das Blastocöl auf allen Stufen seiner Bildung vollständig erfüllt, von den Zellen selber nach innen abgeschieden werde, und daß die ringsum geschlossene Epithelwand genügend dicht sei, um ein Abströmen in den äußeren Schalenraum zu verhindern, so könnte wohl *der Gegendruck der jeweils vorhandenen eingeschlossenen Flüssigkeit* die Ursache sein, die in allen Stadien das Freibleiben eines zentralen Raumes von entsprechender Größe und die Zusammendrängung der Epithelzellen in eine einzige Schicht erzwingt.

Diese Annahme findet in einigen Tatsachen der normalen Entwickelung noch besondere Stützen. Zunächst trifft die Voraussetzung, *die Blastocölflüssigkeit werde vom Embryo direkt nach innen abgeschieden*, sehr wahrscheinlich zu. Sicher ist und seit lange bekannt, daß das Ei diejenige Flüssigkeit, die sich zwischen ihm und der Schalenwand befindet, selber geliefert hat: das Plasma der Ovocyte war massenhaft von hellen Vakuolen durchsetzt, die ihren Inhalt in dem Maße, wie das Ei sich von der Schale hinweg zusammenzieht, in den auftretenden Raum ergießen. Und diese Tätigkeit findet mit dem Beginn der Furchung keineswegs ihr Ende; wie sollte sonst möglich sein, daß während der Dauer der Embryonalentwickelung das Volumen des Keimes immer kleiner, der „leere“ Schalenraum immer größer wird? Offenbar dringen die hellen Tropfen, von denen die Blastomere noch eine Menge enthalten, dauernd nach außen. Nun aber stimmt mit dieser äußeren Flüssigkeit die innere, die das Blastocöl erfüllt, allem Anscheine nach völlig überein. Dann ist zu vermuten, daß auch die innere Flüssigkeit unmittelbar von den angrenzenden Plasmateilen ausgeschieden werde. — Und eine Tatsache gibt es, die sogar *den Druck*, den die Zellen nach unserer Hypothese durch die zwischen sie eingedrängte Flüssigkeit erleiden sollen, zu demonstrieren scheint. Ich meine das Auftreten des linsenförmigen Tröpfchens, das als voreilige Anlage des Blastocöls so häufig zwischen den beiden ersten Furchungszellen gefunden wird.

Allein die Entwickelung abnormer Keime beweist die absolute Unzulässigkeit dieser mechanischen Hypothese. Wie ich schon oben hervorhob, müßte von Stufe zu Stufe *die Quantität* der jeweils ausgeschiedenen Flüssigkeit *primär geregelt*, für jede besondere

Weite der Furchungshöhle und verfügbare Größe der Epithelschicht typisch sein: wäre zu wenig Saft gebildet worden, so bekäme die Wandung Falten oder verlöre die Einschichtigkeit; würde der innere Druck zu stark, so müßte die Epithelschicht platzen. Nun aber zeigt jeder gewöhnliche T-Riese vom ersten Typus, bei dem die Versenkung des Darmes und Mesoderms unterbleibt, und demzufolge eine weite, leere, für das betreffende Stadium viel zu voluminöse Furchungshöhle zustande kommt, daß die Quantität der Innenflüssigkeit nicht primär geregelt ist; denn die enorme „Furchungshöhle" solcher Riesen ist ebenso prall gefüllt, wie ein typisches Blastocöl. Andererseits geht aus der Geschichte des Dreifachzwillings hervor, daß auch „zu wenig" Flüssigkeit vorhanden sein kann: als das isolierte Ektoderm des durchgerissenen Individuums achtzellig geworden war, schlossen seine Elemente im Zentrum noch lückenlos aneinander, und erst auf der sechzehnzelligen Stufe trat ein kleines Lumen auf; während doch normale Keime der zugehörigen Entwickelungsstadien längst mit ansehnlichen Furchungshöhlen versehen sind. Damit ist vollkommen sichergestellt, daß nicht das vorhandene Flüssigkeitsquantum die Weite des Blastocöls reguliert, sondern daß umgekehrt die Furchungshöhle allemal zuerst gegeben ist, die Flüssigkeit aber, wie immer sie entstehen mag, genau nach Maßgabe des dargebotenen Raumes geliefert wird, um jene sogleich und völlig auszufüllen.

Und wohl am allerschlagendsten wird die Unmöglichkeit, irgend eine hydromechanische Wirkung von seiten des Blastocölinhaltes zur Erklärung formbildender Vorgänge heranzuziehen, durch eine Sorte krankhaft entwickelter Einzeleier (Taf. V, Fig. 65—67) erhellt, die ich gelegentlich gefunden und schon oben einmal erwähnt habe. Bei diesen Eiern war immer ein Teil der unteren Zellfamilie auf früherer oder späterer Entwickelungsstufe zurückgeblieben, und ganz besonders die Nachkommenschaft der Schwanzzelle C erwies sich als stark abnorm: sie zeigte keine Spur von epithelialer Entfaltung, sondern bestand aus wenigen, großen, regellos gehäuften Zellen mit Keimbahnkernen. Da aber das primäre Ektoderm sich durchaus normal zu einer breiten, am Hinterrande bogenförmig abgeschnittenen Scheibe entwickelt hatte, so war die dichte Verlötung beider Zellfamilien, wie sie typischerweise besteht, vereitelt worden: der langgedehnte Hinterrand des primären Ektoderms lag frei, und die Furchungshöhle kommunizierte sperrangelweit mit dem äußeren Schalenraume. Es ist klar, daß unter diesen Umständen die Binnenflüssigkeit weder dem Andrängen der Epithelschicht Widerstand zu leisten, noch etwa gar selber einen Überdruck in distaler Richtung auszuüben befähigt war.

Die Ascariskeime mit offenstehendem Blastocöl beweisen aber zugleich auch die Unmöglichkeit, das peripherische Zurückbleiben der infolge isotroper Anziehung (wie angenommen wird) zentralwärts gezogenen Blastomere durch irgend einen physiologischen Vorgang bewirkt zu denken. Auf Grund der normalen Verhältnisse würde ja folgende Hypothese zulässig sein. Wenn neben der gegenseitigen Attraktion noch eine besondere, von jener unabhängige und sie nicht störende chemotaktische Reizbarkeit der in Betracht kommenden Zellen bestände, die ihnen eine Tendenz zu zentrifugaler Bewegung verleiht, — indem sie entweder negativ auf den flüssigen Inhalt der Furchungshöhle oder positiv auf den des äußeren Schalenraumes reagierten — so würde dadurch das zentripetale Gleitbestreben der Blastomere eventuell aufgehoben. Und das Zusammenspiel beider Faktoren bewirkte vielleicht die

Eingliederung aller Ektodermzellen in eine einfache Schicht und deren Aufblähung im Umkreis der Furchungshöhle.

Wir wissen aber jetzt, daß hieran nicht zu denken ist. Die Grundbedingung eines solchen Reizgeschehens wäre immer die, daß die eine Flüssigkeit sich von der anderen chemisch unterscheidet. Bei offener Furchungshöhle aber könnte eine chemische Differenz der beiden Flüssigkeiten, falls sie je zu stande käme, sich doch nicht dauernd halten: die ganz besondere Langsamkeit der Ascarisentwickelung ließe für ausgleichende Diffusionsvorgänge mehr als genügende Zeit. Es ist darum zweifellos, daß bei unseren krankhaften Keimen die Bildung des Epithels und der Furchungshöhle trotz chemischer Gleichartigkeit des innen und außen umspülenden Mediums typisch vollzogen wurde. Dann aber können auch in der normalen Ontogenesis Reizvorgänge, wie die genannten, an der Kausalität der uns beschäftigenden Vorgänge nicht beteiligt sein.

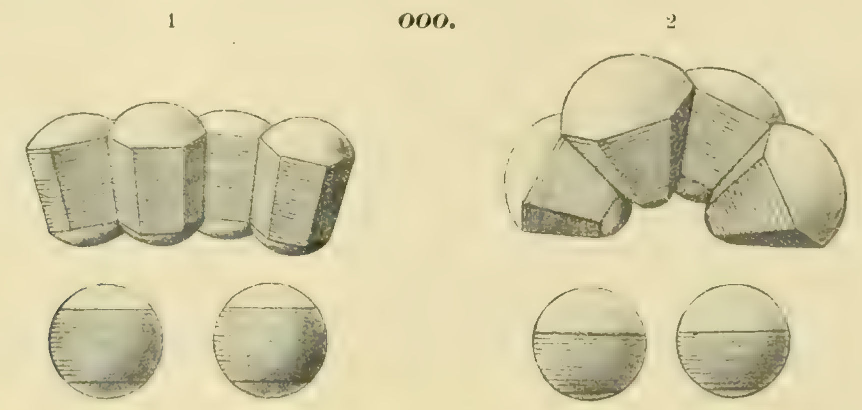
3.

Die analytische Situation ist nunmehr folgende. Wir standen vor der Wahl: entweder ein Mittel aufzuzeigen, das den epithelbildenden Ascariszellen eine zentrifugale Bewegung erteilen oder doch ihrem Vordrängen nach innen hinreichenden Widerstand entgegensetzen könnte; oder aber die vom Standpunkte der Sparsamkeit zunächst gebotene Annahme preiszugeben, daß die gegenseitige Attraktion der in Betracht kommenden Zellen eine isotrope sei. Nachdem wir nun gezeigt haben, daß weder eine mechanische, noch irgend eine physiologische Ursache zur Verfügung steht, zentralwärts drängende Blastomere an der Peripherie zurückzuhalten, tritt unsere zweite Alternative in ihr Recht: offenbar besitzen die Zellen gar keine nach innen gerichtete Bewegungstendenz, weil eben ihre Anziehung keine isotrope ist.

Nach früheren, z. B. bei der Analyse des Teilungsmodus gewonnenen Erfahrungen sind wir zu dem Entschlusse, eine funktionelle, d. h. natürlich auch anatomische Anisotropie der Zellen zur Erklärung der Epithelbildung zuzugeben, ohne viel Widerstreben bereit. Allein bei dem Versuche, von der speziellen Beschaffenheit der benötigten Strukturen ein Bild zu entwerfen, stoßen wir diesmal auf Hindernisse.

Wie wir vorhin bemerkten, ergibt sich für jedes „epithelbildende" Glied des Zellenstammbaumes von Ascaris je nach dem Krümmungsgrade des Epithelstückes, dem es angehört, eine nach Form und Konvergenz der Berührungsflächen und nach der Größe der freien Wölbungen bestimmte Gestalt. Wenn nun jede von diesen Zellen ihre epithelbildende Funktion ausschließlich nur für einen einzigen, genau bemessenen Krümmungsgrad zu betätigen brauchte: die eine nur im flachgewölbten vielzelligen Epithel, dessen Elemente beinahe prismatisch sind, eine andere in diesem oder jenem scharf gekrümmten Anfangsstadium, wo infolge der mächtigen Konvergenz der Seitenfacetten die innere freie Oberfläche winzig wird oder gar verschwindet, — dann wäre die Aufgabe, zu zeigen, wie das geschehen kann, nicht schwer. Es müßte nur an jeder einzelnen Zelle die attraktive Tätigkeit auf denjenigen scharf umschriebenen Bereich beschränkt sein, mit dem sie im Epithelverband Kontaktflächen bildet, während die frei bleibenden Wölbungen indifferent oder gar kontaktwidrig gestimmt wären. Diese präformierte Attraktionszone läge an den

isoliert und kugelig gedachten Zellen je nach dem Krümmungsgrade des zu liefernden Epithels bald nahezu äquatorial (Fig. OOO 1), bald stärker nach „unten" verschoben (Fig. OOO 2) und nähme bei Ektodermzellen frühester Stufe, denen im typischen Zusammenhang die innere freie Wölbung fehlt, die ganze untere Kalotte ein. — Es ist klar, daß Aggregate so beschaffener Zellen allemal ein einschichtiges, freies Epithel von bestimmtem Krümmungsgrade liefern müßten.



1 und 2 Schemata eines schwach und eines stark gekrümmten Epithels; darunter isolierte Zellen. Die Attraktionszonen sind schraffiert.

Allein die Voraussetzung dieser relativ sparsamen Hypothese trifft bei den Epithelzellen von Ascaris ganz und gar nicht zu. Schon in der normalen Ontogenesis geschieht es hie und da, daß innerhalb eines und desselben Stadiums der Krümmungsgrad des ektodermalen Epithels lokal verändert wird (zur Strassen 1896a, p. 69), so daß die gleichen Zellen zuerst ein flacheres, darauf ein stärker gekrümmtes Epithel erbauen helfen; doch sind in diesen Fällen die sich ergebenden Unterschiede der Zellgestalt naturgemäß unbedeutend. In der Entwickelung abnormer Keime aber werden die Ektodermzellen sehr oft in Epithelverbände von einem Krümmungsgrade eingereiht, der sich von dem für die einzelne Zelle typischen recht weit entfernt. Bei den gewöhnlichen T-Riesen ist die ektodermale Epithelhaube, gegenüber den gleichaltrigen normalen Stadien immer zu stark gekrümmt. Und ganz besonders scharf tritt der Unterschied am isolierten Ektoderm des Dreifachzwillings zutage: sechzehn Zellen, die in der normalen Entwickelung zum Aufbau einer ziemlich platten Epithelschicht Verwendung finden, bildeten hier die kugelige Pseudoblastula (Taf. IV, Fig. 59), waren von konischer Gestalt und zeigten relativ winzige freie Innenflächen; auf der achtzelligen Stufe aber standen die Zellen, im Gegensatz zu den normalen Verhältnissen, sogar noch mit ihrer ganzen Basalpartie in gegenseitigem Kontakt. Andererseits wird durch gewisse Zwillingsbildungen dargetan, daß Ektodermzellen auch befähigt sind, an Epithelverbänden geringeren Krümmungsgrades teilzunehmen, als ihrer Altersstufe im Rahmen der typischen Entwickelung entspricht. Riesenzwillinge, die mit den Kopfenden verwachsen sind, lassen häufig die Furchungshöhlen, auch wenn sie doppelt angelegt worden waren, späterhin zu einer einzigen von unverhältnismäßiger Weite zusammenfließen. Und bei den „Zwillingen", denen ein doppelbefruchtetes Einfachei den Ursprung gibt, ist ein von Anfang an gemeinsames Blastocöl sogar die Regel; hier bilden dann zwei verbundene Ektoderm-

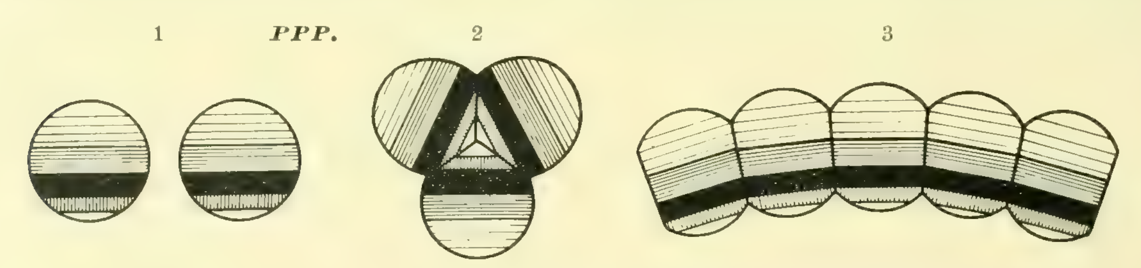
zellenpaare — falls es sich in der Tat um solche handelt, was später noch zu untersuchen ist, — zwischen sich und der Ventralgruppe bereits eine ansehnliche Furchungshöhle.

Nach alledem wird die Vorstellung, daß jede Zelle nur in einer einzigen, ihrem Krümmungsgrade nach bestimmten Art von Epithel zu figurieren verpflichtet und befähigt wäre, unbedingt zu verlassen sein. Vielmehr haben die Zellen ihre Eigenschaft, Epithel zu bilden, auch bei abnormen Krümmungs- und Kontaktverhältnissen tadellos bewährt, und sehr wahrscheinlich ist ihr Spielraum in dieser Hinsicht nicht nur ein weiter, sondern überhaupt unbeschränkt. Niemand wird zweifeln, daß Ascariszellen jeder beliebigen Altersklasse befähigt sind, je nach der Zahl vorhandener Gefährten und der daraus sich ergebenden Massenkorrelation flachgewölbte oder scharfgekrümmte Epithelien erbauen zu helfen, oder sogar, wenn ihrer sehr wenige sind, sich unter Verlust der inneren freien Oberflächen zu einer soliden Masse „einschichtig" zusammenzuschließen.

Damit aber ist zugleich unsere erste Hypothese über den Mechanismus der epithelbildenden Funktion widerlegt: sie ist zu einfach gewesen. Wir brauchen für jede Zelle einen Apparat, der sie — ohne Rücksicht auf ihr normales Kontaktverhältnis — zu jeder Art von Epithelbildung geeignet macht. Und dieser Apparat muß bei allen epithelbildenden Zellen der gleiche sein.

4.

In dem vorhin erwähnten Aufsatze über die Ursachen der Epithelbildung habe ich einen Mechanismus schematisch angegeben, der, wie mir scheint, unserer Forderung genügen könnte.



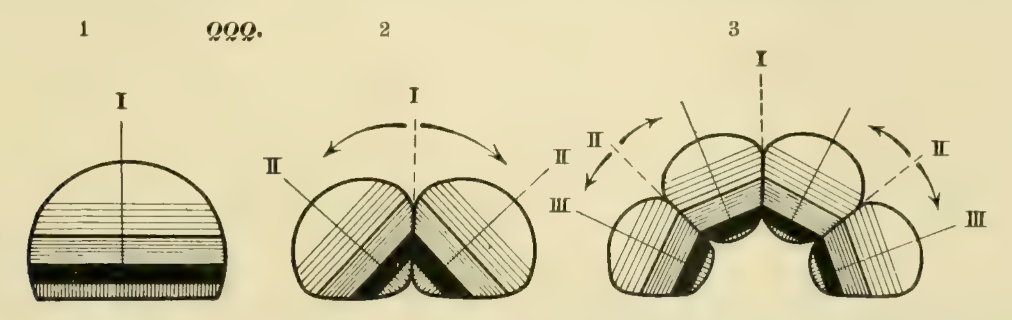
Schema der Epithelbildung auf Grund paralleler Attraktionszonen. 1 isolierte, 2 zu dritt, 3 zu vielen vereinigte Zellen.

Die Zelloberflächen müßten symmetrisch zu einer Achse in viele aufeinanderfolgende Zonen quantitativ oder qualitativ ungleicher Attraktionstätigkeit geschieden sein (Fig. PPP), z. B. in solcher Weise, daß die Stärke der Anziehung von einem Pol zum andern sich kontinuierlich verändert —; und immer die gleichstarken oder gleichartigen Zonen strebten nach gegenseitigem Kontakt. Dann würden Aggregate solcher Zellen sich jenachdem mit ihren basalen Bezirken zu regelmäßigen soliden Gruppen verbinden, oder, bei größerer Anzahl, durch Einbeziehung der äquatorialen Zonen in den Kontaktbereich und Freigabe der Basalkalotten freischwebende Epithelien bilden, ohne daß eine Zelle aus dem Niveau der übrigen herauszugleiten im stande wäre. In allen Fällen würden die Symmetrieachsen in radiäre, die Zonengrenzen in paratangentiale Richtung eingestellt.

Nun aber ist die Beurteilung der formbildenden Mechanismen allemal mit der Frage

nach ihrer Herkunft unlösbar verknüpft, und hier begegnen wir der Schwierigkeit, von der ich vorhin gesprochen habe.

Es ist sehr leicht einzusehen, welche Hypothese über den Ursprung und die genealogische Weitergabe einer epithelbildenden Anisotropie, wie wir sie annehmen wollen, a priori die einfachste wäre. Aus der Fähigkeit der Zellen, in Epithelverbände abnormen Krümmungsgrades einzutreten, folgt mit Sicherheit, daß sie im stande sind, ihr Kontaktverhältnis mit Nachbarzellen im Bedarfsfalle durch eine drehende Richtungsveränderung ihrer Attraktionszonen zu regulieren. Warum sollte nicht ganz allgemein, auf jeder einzelnen normalen Entwickelungsstufe die epitheliale Zusammenfügung mit analogen Drehvorgängen, die den bei der Geburt der Zellen noch nicht paratangential geordneten Zonen erst die endgültige Richtung geben, verbunden sein? Diese Annahme erscheint nichts weniger als gewagt. Denn gäbe es in der normalen Entwickelung solche Drehungen nicht, so müßten ja auf jeder Stufe die Attraktionszonen der jungen Zellen sogleich in einer bestimmten, dem Krümmungsgrade des neuzubildenden Epithels im voraus entsprechenden Stellung geliefert werden, — eine Idee, deren übermäßige Komplikation auf der Hand liegt. Die Existenz regulierender Drehungen der Zonensysteme wäre also auch



Schema der Epithelbildung auf Grund des primär-horizontalen Schichtsystemes. Die römischen Ziffern zeigen die Stellung der organischen Achsen in drei aufeinanderfolgenden Teilungsschritten, die Pfeile deuten ihre Bewegung an.

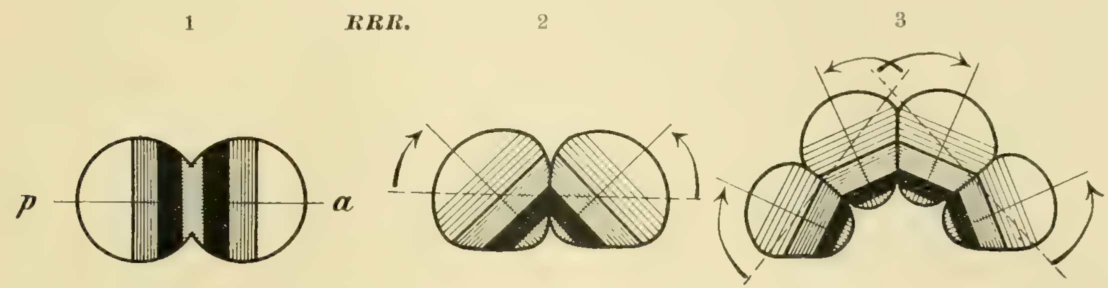
für die normale Entwickelung wohl gewiß; und stellen wir uns jetzt den Drehungsvorgang als eine Totalbewegung der ganzen Zelle vor, so gewinnen wir die überaus ökonomische Möglichkeit, die Epithelbildung einer ganzen Generationsfolge, z. B. des gesamten primären Ektoderms, auf eine einzige Art von Anisotropie zurückzuführen. Denken wir uns, daß jede Mutterzelle ihre Zonen, die sie dem Krümmungsgrade ihrer eigenen Stufe entsprechend paratangential gerichtet hatte, im Teilungsprozeß so wie sie sind auf ihre beiden Töchter weitergibt; worauf die Töchter durch eine — in frühen Stadien (Fig. QQQ 2) bedeutende, allmählich aber (Fig. QQQ 3) immer geringer werdende — Drehung die Stellung der Zonen im Sinne des nunmehr erreichten Krümmungsgrades korrigieren. Dann braucht nur für die Stammzelle des betreffenden Verwandtschaftskreises, also speziell für die Urektodermzelle AB, das Auftreten der epithelbildenden Anisotropie gefordert zu werden. Und diese Hypothese gewänne noch ganz besonders durch folgendes an Sparsamkeit. In der Zelle AB stimmt die „paratangentiale", d. h. zur Symmetrieachse senkrechte Richtung, in der die Attraktionszonen liegen sollen, mit der „horizontalen" überein (Fig. QQQ 1). Dann könnte ja die hier geforderte Anisotropie mit jener horizontalen „Schichtung" der Zelle AB und des

Eies, die wir in früheren Kapiteln auf Grund gewisser Spindelstellungen, Dotterverschiebungen und inäqualer Mitosen erschlossen haben, einfach identisch sein.

Allein so verlockend die hier skizzierte Hypothese ist, so stehen ihr doch auf anderem Gebiete schwere Bedenken gegenüber. Wir haben die Teilungsrichtung einer Reihe von Stufen mit bestem Erfolg auf das Vorhandensein einer relativ geringen Summe innerer Strukturen zurückgeführt, die schon im Ei gegeben sind und durch den Klüftungsprozeß schrittweis auf die folgenden Stadien übergehen; hierdurch gewannen wir zugleich für die auffallende Tatsache, daß viele Spindeln eine geometrisch einfache Beziehung zu Nachbarzellen erkennen lassen, eine leichte Erklärung. Diese ganze, durchaus befriedigende Lehre von der Teilungsrichtung geriete nun aber gefährlich ins Wanken, sobald der Epithelbildung zuliebe behauptet wird, daß jede von den beteiligten Zellen zwischen Geburt und Mitose ihre primäre Stellung zu den Nachbarinnen durch eine bisher nicht berücksichtigte totale Drehung verändert habe. Zum Beispiel hatte sich der Umstand, daß die Spindeln der Ektodermzellen a und α immer genau parallel zu den rückwärtigen Kontaktflächen a|b und α|β liegen (p. 101), unter der Voraussetzung, die Zellenpaare a und b, α und β hätten ihre primäre gegenseitige Stellung beibehalten, sehr einfach aufgeklärt. Vom Standpunkte der hier geprüften Epithelbildungshypothese aber müßte jetzt angenommen werden, daß a und α, um ihre ererbten Attraktionszonen in paratangentiale Lage zu bringen, sich nach der Geburt gegen b und β verdrehen! Dann wäre das einfache, geometrisch-genaue Richtungsverhältnis, das gleichwohl später zwischen den Spindeln von a und α und der Lage jener Nachbarzellen zum Ausdruck kommt, nicht nur höchst anspruchsvoll in physiologischer Hinsicht, sondern auch gänzlich unmotiviert: irgend ein morphologischer Zweck dieser kostspieligen Genauigkeit ist nicht einzusehen. — Und gleiches gälte für andere Spindelstellungen. Wenn auch natürlich die experimentell erwiesene Lehre von den inneren Richtungsursachen der Spindelstellung nicht erschüttert würde, so fiele doch von ihrer Einfachheit und Klarheit ein großer Teil hinweg. Die Sparsamkeit in der Erklärung der Epithelbildung schüfe uns an anderer Stelle eine Masse neuer Komplikation; und so wäre denn die verführerische Hypothese vom Standpunkte der Gesamtformbildung dennoch keine eigentlich ökonomische.

Unter solchen Umständen wird folgende andere Erklärungsart konkurrenzfähig. Indem die Attraktionszonen einer epithelbildenden Zelle — gleichviel von welcher Anfangsstellung aus — durch einen Drehungsvorgang paratangential eingerichtet werden, gelangt diejenige Achse, zu der das Zonensystem der Zelle symmetrisch ist, in eine zur Epithelfläche senkrechte, zum Keimganzen radiäre Situation. Diese selbe radiäre Lage ist aber, wie man sich wohl erinnert (p. 89), zugleich das Endziel einer anderen Achse, die sich im Inneren der Zelle bewegt, nämlich derjenigen als „organische Achse" bezeichneten Linie, auf der die Mittelpunkte des Kernes und der Sphäre gelegen sind. Nach der früheren Hypothese über die Herkunft der Zonen hätten beide Drehungsprozesse — außer der Gemeinsamkeit des Ziels für die bewegten Achsen — nichts miteinander zu tun: denn die organische Achse liegt ja bei der Geburt der Zelle, der Richtung der vorausgegangenen Mitose entsprechend, paratangential, also senkrecht zu der als radiär angenommenen Ausgangsstellung der Zonenachse. Und so müßten die zweierlei Drehungen in jedem Falle nach Richtung wie Ausmaß völlig verschieden sein, — eine Vorstellung, die in Anbetracht der schließlichen

Koinzidenz der Achsen als etwas schwerfällig empfunden wird. Um so willkommener ist, daß unsere neue Hypothese über die Herkunft der Attraktionszonen zugleich den Luxus der doppelten Achsendrehung vermeidet. Wir nehmen an, die Zonen jeder neugebildeten Epithelzelle seien nicht paratangential, sondern senkrecht zur Epithelfläche, und zwar symmetrisch zur Spindelrichtung der vorausgegangenen Mitose orientiert: dann fällt die Symmetrieachse der Zonen schon von Geburt an mit der organischen Achse zusammen; die darauf eintretende Drehung beider Achsen in die Radiärlage könnte, wie sie äußerlich jetzt gemeinsam von statten geht, auch physiologisch ein und derselbe Vorgang sein.



Schema der Epithelbildung auf Grund von Attraktionszonen, die bei jeder Mitose symmetrisch zur Spindelachse neu gebildet werden. p—a Primäre (= Spindel-) Achse. Die Pfeile deuten die Drehung der Primärachsen an.

Der Nachteil dieser Hypothese gegenüber der früheren liegt offenbar darin, daß die Zonen nicht mehr von jeder Mutterzelle auf ihre Töchter einfach übergehen, sondern neu an jeder jungen Zelle entstehen müssen. Aber hier fällt immerhin zu Gunsten unserer Annahme ins Gewicht, daß ja die neugeborene Zelle ganz offensichtlich eine zur organischen Achse symmetrische, ungleichpolige Anisotropie besitzt, die durch Vermittelung der die Strahlenfigur bewirkenden Kräfte leicht auf die Zelloberfläche übergreifen und dort ein System von Attraktionszonen, wie wir es brauchen, hervorrufen könnte. Warum sollte nicht z. B. die cytotaktische Anziehungskraft an der Oberfläche unmittelbar von der größeren oder geringeren Entfernung der stark exzentrisch gelegenen Sphäre abhängig sein?

Dann aber — und dies ist das wichtigste — erspart uns die neue Hypothese die Notwendigkeit, unsere wohlbegründete Auffassung von der Kausalität vieler Spindelstellungen preiszugeben. Denn wenn die Attraktionszonen der Zelloberfläche mit der im Inneren verschiebbaren „organischen Achse“ ursächlich verbunden sind, so wird vielleicht das ganze System — Achse und Zonen — sich drehen können, ohne daß die Hauptmasse der Zelle das primäre Gerichtetsein ihrer inneren Struktur und deren Beziehungen zu Nachbarzellen verlieren müßte. Wir hätten den Mechanismus, dessen die Epithelbildung bedarf; aber er störte die von uns angenommenen Apparate der typischen Teilungsrichtung nicht in ihrer Wirksamkeit.

Wie dem auch sei; es hat sich jedenfalls in diesem Kapitel gezeigt, daß diejenigen Blastomere, die in der normalen Ontogenesis das Epithel erbauen helfen, auf Grund einer angeborenen Differenzierung, die den übrigen Zellen fehlt, zu ihrer besonderen Tätigkeit befähigt und gezwungen sind. Die Umgebung der ein-

[illegible] Epithelzelle trägt zur Kausalität ihres Verhaltens an sich nichts bei: die Zelle würde im Zustande der Isolation die gleiche anisotrope Reizbarkeit besitzen und brächte vielleicht die gleichen chemotaktisch wirksamen Stoffe an ihrer Oberfläche zur Ausscheidung, wie im normalen Keim. Aber wie bei der Komplexbildung, so setzt auch hier der programmgemäße Erfolg des „Epithelbildens" die Gegenwart und Mitwirkung von Nachbarzellen voraus. Und Massenkorrelation mit der Umgebung bestimmt ganz allein, ob die auf Grund ihrer ererbten Beschaffenheit zu jeder Art von Epithelbildung qualifizierte Zelle als Baustein eines soliden Komplexes oder eines starkgewölbten oder flachen Epithelstückes Verwendung finden wird.

Siebentes Kapitel.

Spezialordnung der Zellen und Spezialgestalt.

Wenn die Anordnung der Zellen im Ascariskeim und ihre Gestaltung ausschließlich von den beiden bisher analysierten Arten cytotaktischen Geschehens bestimmt würde: der komplexbildenden Tätigkeit im allgemeinen und der epithelbildenden im besonderen, so stünde es im voraus fest, daß die Gesamt-Formbildung des Keimes auf folgende Art von statten gehen müßte. Diejenigen Keimbezirke, die nicht mit dem Mechanismus der Epithelbildung ausgerüstet sind, würden auf jeder Stufe der Entwickelung zu einem kompakten Klumpen zusammengleiten; die Form aller dieser Zellen, die Stellung der Kontaktflächen und die Größe der Kantenwinkel entspräche dem Plateauschen Prinzipe ebenso genau, als handelte es sich um einen Seifenschaum. Bei den epithelbildenden Zellfamilien wäre die Gültigkeit des Prinzips auf zwei Dimensionen: die Flächenrichtung der Zellenschicht eingeschränkt. Innerhalb dieser Fläche aber müßten wiederum die Zellen so gruppiert, ihre Scheidewände so geordnet sein, daß die Summe aller Oberflächen, wie beim flüssigen Lamellensystem, ein Minimum wird; wobei die regelmäßige Form und Verteilung der Elemente die Entstehung einer runden, dem soliden Klumpen angehängten Blase bedingen müßte. In beiden Bezirken würde das endgültige, dem Plateauschen Prinzip genügende Arrangement der Zellen, soweit es nicht unmittelbar von der Furchung geliefert wird, durch besondere Form- und Ortsveränderungen des frischgeklüfteten Materials, die mit einer kontinuierlichen Verkleinerung der Gesamt-Flächensumme verbunden sind, herbeigeführt werden. Zellbewegungen aber, denen dieses Merkmal fehlt, kämen außerhalb der Klüftungsperioden bestimmt nicht vor.

In Wirklichkeit ist das alles, wie schon früher hervorgehoben wurde, nicht der Fall. Sowohl in den kompakten, als in den epithelialen Bezirken finden sich Zellformen, Kantenwinkel, Gruppierungen, die dem Seifenschaum fremd sind; wie ja auch die Gesamtgestalt des normalen Keimes mit fortschreitender Entwickelung sich von der Klumpen- und Blasenform, die dem Prinzip der kleinsten Flächen entspräche, in immer steigendem Maße entfernt. Diese abweichenden Konfigurationen aber nehmen ihren Ursprung auf mehrfache, anscheinend heterogene Weise. Erstens dadurch, daß manche Blastomere in derjenigen, dem Plateauschen Prinzipe widersprechenden Anordnung, in der sie geboren sind, beharrlich liegen bleiben, anstatt zu gleiten. Sodann durch typische und oft sehr ausgiebige Dislokation von Zellen, die aber nicht zu einer Verkleinerung der Flächensumme, sondern offenkundig zu ihrer Vergrößerung dient. Ferner kann mit der Dislokation noch eine starke, aber vorübergehende Veränderung der isometrischen Zellgestalt, z. B. eine Streckung und Krümmung, verbunden sein. Endlich erhalten viele Blastomere eine anisometrische, vom Plateau-

schen Prinzipe abweichende Form, die aber dauert und eventuell auf folgende Generationen übertragen wird.

Man sieht, die Vorgänge der Zellenordnung und Zellgestaltung greifen auch diesmal innig ineinander, und ihre Abgrenzung wird vielfach schwierig oder kaum möglich sein. Dennoch betrachten wir die beiden Geschehensarten aus praktischen Gründen getrennt. Wir fassen zunächst alle diejenigen, nicht durch die Klüftung selbst bewirkten Besonderheiten der Zellenanordnung, die dem Prinzipe der kleinsten Flächen zuwiderlaufen oder durch dasselbe nicht erklärbar sind, ohne Rücksicht auf die Zellgestalt als Vorgänge der „Spezialordnung" zusammen und beginnen ihre Bearbeitung mit einer Übersicht des deskriptiv-normalen Tatbestandes. Doch wird nur bei solchen, leider nicht zahlreichen Fällen etwas länger zu verweilen sein, zu deren kausaler Beurteilung experimentelles Material vorhanden ist.

I. Die Spezialordnung.

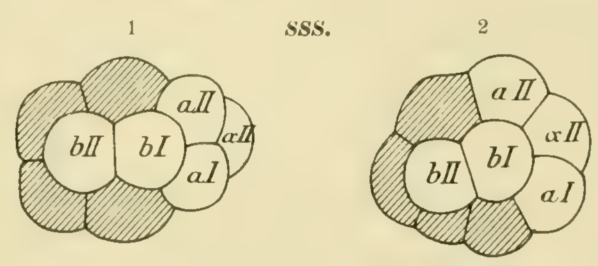
A. Deskriptive Ubersicht.

Der erste und für die Analyse überaus lehrreiche Akt der spezialisierten Zellenordnung geschieht im Stadium IV: die oft erwähnte Umwandlung der T-förmigen Vierzellengruppe in eine rhombische. Nach den Angaben meiner deskriptiven Arbeit (1896a p. 34) und dem, was ich neuerdings hinzufügen konnte (diese Schrift, p. 114), wissen wir über den seltsamen Vorgang folgendes. Die Schwenkung des T-Stammes ist eine gemeinsame Angelegenheit des ventralen Geschwisterpaares EMSt—P_2 und wird unter Aufrechterhaltung ihrer gegenseitigen primären Lagebeziehungen durchgeführt. Es gelangt also nicht nur äußerlich die gemeinsame Längsachse beider Zellen aus der vertikalen Stellung in die horizontale, sondern das gleiche gilt für die primär-vertikale Achse jeder einzelnen. Nun aber geht die schwenkende Bewegung nicht innerhalb der Mittelebene vor sich, in der die vier Zellen vor der Umordnung und nach deren Vollendung gelegen sind, sondern sie wendet sich gleich zu Anfang senkrecht aus dieser Ebene nach links oder rechts hinaus, um erst nach einer seitlichen Exkursion von wechselnder Höhe in die Medianebene zurückzukehren. Hierbei wird nicht nur die primär-vertikale Achse jeder Zelle in horizontale Stellung, sondern zugleich auch die primär-transversale in medianvertikale übergeführt. — Es ist augenscheinlich, daß der ganze Vorgang durch die Faktoren der Komplex- und Epithelbildung durchaus nicht erklärt wird; hätte doch nach dem Prinzip der kleinsten Flächen statt eines Rhombus ein vierzelliges Tetraëder entstehen müssen.

Im Stadium VIII finden wir Vorgänge der Spezialordnung von doppelter Form. Die vierzellige Ventralgruppe zeigt deutlich das Phänomen des Verharrens in einer Anfangsstellung, die dem Prinzipe der kleinsten Flächen widerspricht. Diese vier Blastomere liegen bei der Geburt genau median, sie bilden, von der Bauchseite angesehen, eine schnurgerade Reihe. Während nun eine solche Konfiguration an einem Seifenschaum sich nicht dauernd erhalten könnte, verändert zwar die dorsalwärts aufgebogene Zellenreihe ihren Krümmungsgrad innerhalb der Mittelebene nicht unbedeutend, aber die

Ebene selbst verläßt sie nie. — Inzwischen haben die vier oberen, ektodermalen Zellen die genau quadratische Anfangslage, in der sie geboren waren, durch den bekannten Schwenkungsprozeß des rechten Paares (vgl. p. 101) mit einer windschief T-förmigen Gruppierung vertauscht. Da nun in diesem Falle die Umordnung der Blastomere unbestreitbar mit einer kontinuierlichen Verkleinerung der Gesamtoberfläche, wie sie vom Plateauschen Prinzip erfordert wird, verbunden ist, so könnte man glauben, daß hier die allgemeine Komplex- und Epithelbildung zur Erklärung ausreichend sei. Allein der Umstand, daß typischerweise die Zellen der rechten Seite rückwärts gleiten, während doch das geometrische Prinzip an solcher Bevorzugung keinerlei Interesse hat, beweist dennoch für dieses eine Geschehnis das Vorhandensein einer besonderen ordnenden Kausalität (1896a p. 44).

Auf das achtzellige Stadium folgt zunächst durch Klüftung des primären Ektoderms ein zwölfzelliges. Die neuentstandenen Blastomere ordnen sich rasch in einer Weise, die allem Anscheine nach unter dem Zeichen der Flächenverkleinerung steht, und liefern links einen Rhombus, rechts eine regelmäßige T-Figur, deren Balken von den Schwesterzellen aII



Orientierung des Stadiums XII.

und aI gebildet wird (Fig. SSS 1). Nach einer längeren Zeit der Ruhe aber treten neue und wichtige Verschiebungen ein (Fig. SSS 2). Die Zelle aII löst ihren Zusammenhang mit aI, steigt höher auf den Rücken hinauf, und zwischen den getrennten Schwestern kommt die linksseitige Zelle αII, indem sie in die Medianebene tritt, mit bI in Berührung. Nun gibt es zwar Ascariskeime, bei denen diese nachträgliche Umordnung infolge gewisser rhythmischen und sonstigen Varianten den Eindruck macht, als genüge sie dem Prinzip der kleinsten Flächen in ganz besonderem Maße und setze darum nur solche Ursachen voraus, die eben nach jenem Prinzip zu wirken gezwungen sind (Boveri 1899 p. 403 Anm. 2). Allein andere Entwickelungsvarietäten, bei denen der Embryo durch die Umordnung eher ein gedrücktes Aussehen gewinnt, widersprechen dem (z. Str. 1896a p. 49).

Das Stadium XVI lehrt, daß die Verschiedenheit des cytotaktischen Gebahrens, die auf der achtzelligen Stufe zwischen oberer und unterer Gruppe bemerkbar wurde, in den Familien erblich ist. Die nunmehr achtgliedrige Ventralgruppe, aus lauter medianen und transversalen Mitosen hervorgegangen, behält wiederum diese, dem Plateauschen Prinzip durchaus zuwiderlaufende Anordnung mit winkelrechter Genauigkeit bei (p. 10, Fig. J). Nur die zwei vordersten, mst und μστ, trennen sich und rücken an die Flanken der Urdarmanlage. Und diese Neigung der ventralen Zellen, die bilaterale Ordnung, die aus dem Klüftungsplane der Familie immer wieder resultiert, nicht preiszugeben, bedingt auch auf noch späteren Stufen dem leichter beweglichen Ektoderm gegenüber einen merklichen Unterschied.

Das primäre Ektoderm wird nämlich durch mehrere Stadien hindurch der Schauplatz ausgiebiger und für die Formbildung des Ganzen wichtiger Zellverschiebungen. Ich habe dieselben in meiner deskriptiven Arbeit (1896a) eingehend dargestellt und nachgewiesen, daß sie dem Plateauschen Prinzip nicht unterworfen sind. Da ich jedoch im Ektoderm der T-Riesen über die zuletzt geschilderte Stufe hinaus bestimmte Blastomere nicht mehr zu erkennen vermochte, so kommen jene Verschiebungen für unsere Analyse nicht in Betracht und brauchen hier im einzelnen nicht angeführt zu werden.

Ähnliches gilt für die mittleren und höheren Stufen der Ventralfamilie. Hier sind es vom Stadium XLVIII ab vor allem Versenkungen von Zellen, d. h. Dislokationen senkrecht zur Oberfläche des Keimes, die eine bedeutungsvolle Rolle spielen. Zuerst werden im Gastrulationsprozeß die vier Zellen des Darmes versenkt, später der Reihe nach die beiderseitigen Anlagen des primären Mesoderms, des Schlundes, das sekundäre Mesoderm (Müller 1903), die Geschlechtsanlage, das tertiäre Mesoderm, — also der ganze ventrale Zellbestand, mit Ausnahme der Nachkommenschaft von cI und γI, zwei Enkeln der Schwanzzelle. Nun geht wohl im allgemeinen mit dem Versinken zwischen benachbarte Keimbezirke eine Verkleinerung der Gesamtoberfläche Hand in Hand, wonach diese wichtigen Vorgänge physiologisch als durch das Plateausche Prinzip bedingte Nebenwirkungen der komplexbildenden Faktoren betrachtet werden könnten. Doch verliert eine solche Auffassung durch mehrere Gründe ihre Wahrscheinlichkeit. Erstens tritt die Versenkung einer Zellengruppe immer erst längere Zeit nach ihrer Entstehung, dann aber gleichzeitig und gleichmäßig für alle ihre Glieder ein. Das tertiäre Mesoderm zum Beispiel (die sogenannten „Bauchzellen") liegt durch ein paar Stadien hindurch frei an der Oberfläche, ehe es rasch versinkt: es ist doch nicht einzusehen, warum die Komplexbildung, dafern sie hier wirklich beteiligt ist, die vier Blastomere nicht gleich nach ihrer Geburt, wohl gar schon ihre Vorfahren in die Tiefe befördert haben sollte. Und zweitens sind die Versenkungen, besonders die des Darmes, mit starken Veränderungen der Zellgestalt und der inneren Beschaffenheit verknüpft, worüber wir im nächstfolgenden Abschnitte weiteres erfahren werden. — In der Tiefe nehmen die versunkenen Gruppen neue, dem Prinzip der kleinsten Flächen gehorchende Konfigurationen an, bei denen aber wiederum durch allzu genaue Detaillierung der typischen Vorschrift oder durch andere Gründe (zur Strassen 1896a p. 69) das Walten einer besonderen Kausalität bewiesen wird. Leider entziehen sich alle diese interessanten Geschehnisse aus Mangel an experimentellem Material zurzeit einer gründlicheren Analyse.

In einem vorgeschrittenen Entwickelungsstadium spielt sich am kaudalen Ende des Embryo noch ein höchst merkwürdiger und umfangreicher Zellenordnungsvorgang ab, der schon bei deskriptiver Beurteilung über seine völlige Unabhängigkeit vom Plateauschen Prinzipe keinen Zweifel läßt. Die Nachkommenschaft von cI und γI, die, wie vorhin erwähnt wurde, an der Oberfläche des Keimes verblieben war, um hier nach Boveri am Aufbau der Körperhaut teilzunehmen, bildete zuletzt eine doppelte, median gelegene Zellenreihe. Dieses Doppelband verwandelt sich (zur Strassen 1895 p. 84; Müller 1903 p. 16) dadurch in ein einfaches, daß die beiderseitigen Blastomere, nachdem sie längere Zeit in alternierender Stellung ruhig beisammenlagen, mit spitzen Fortsätzen gegen die Mittelebene vordringen, sich keilförmig zwischen einander zwängen, um

endlich gemeinsam eine schnurgerade Reihe mit regelmäßig parallelen Zellgrenzen aufzubauen. Von den zugehörigen Kernen wird bei dieser Gelegenheit noch im besonderen ein wunderhübsches chassé croisé ausgeführt: diejenigen der linken Seite überschreiten die Mittellinie und erhalten, nachdem die Einreihigkeit hergestellt ist, ihren dauernden Platz am äußersten rechten Ende ihrer Zellen; die andere Kolonne von Kernen macht es umgekehrt. Es ist vollkommen klar, daß diese seltsame Zellenverschiebung, die nach Müller die Konfiguration des Embryo „rasch und total" verändert, durch irgend eine besondere, dem Prinzipe der kleinsten Flächen ganz und gar nicht unterworfene Ursache bedingt sein muß. An einem Seifenschaum hätte der Vorgang höchstens in genau entgegengesetztem Sinne verlaufen können.

So sehen wir denn die Ontogenese von Ascaris, so weit unsere detaillierte Kenntnis reicht, durchwoben von Vorgängen der typisch spezialisierten Zellenordnung. Und wenn für höhere und höchste Entwickelungsstufen ein solcher Nachweis bis jetzt nicht erbracht werden konnte, so halte ich dennoch für gewiß, daß sie nirgends fehlen, ja daß sogar diejenigen typischen Gruppierungen, die an gewissen Einzelzellen des erwachsenen Wurmes zu beobachten sind, nicht unmittelbar durch die Teilungsrichtung oder durch die komplex- und epithelbildenden Faktoren geschaffen werden, sondern daß aktive „Spezialordnung" an ihrem Zustandekommen die wesentlichste Rolle spielt.

B. **Einführung in die Analyse.**

Inwiefern verspricht nun die Untersuchung abnormer Keime weiteren Aufschluß über die Vorgänge der spezialisierten Zellenordnung? Bei früheren Gelegenheiten erhoben wir immer zuerst die Frage, ob die betreffende formbildende Geschehensart passiv, d. h. durch mechanische Druck- oder Zugwirkungen innerhalb des Keimes bedingt werde, oder nicht. Wenn ein Geschehnis in der Entwickelung der T-Riesen, bei denen infolge der gestörten Konfiguration auch alle gegenseitigen Druckwirkungen der Zellen atypisch sind, vorschriftsmäßig wiederkehrte, so schlossen wir auf seine Unabhängigkeit von jenen mechanischen Verhältnissen. Allein diese Angelegenheit steht im gegenwärtigen Falle gar nicht mehr zur Diskussion: es ist bereits auf Grund der normalen Entwickelung ganz gewiß, daß die Vorgänge der Spezialordnung, — soweit sie sich zweifellos als solche bestimmen ließen, — nicht passiv geschehen, sondern aktive Leistungen der Blastomere sind. Denn jede etwa in Betracht kommende mechanische Wirkungsart, die nach dem Plateauschen Prinzip zu einer Verkleinerung der Flächensumme führen müßte, ist per definitionem ausgeschlossen. Mechanische Faktoren aber, die im Ascariskeim unter den gegebenen Bedingungen eine anderweite Konfiguration schaffen und aufrecht erhalten könnten, gibt es nicht. — Dennoch haben wir aus folgenden Gründen das lebhafteste Interesse, zu erfahren, ob die Spezialordnung in der Geschichte der T-Riesen wiederkehrt.

Erstens reichte die normal-deskriptive Beobachtung für einige Fälle doch nicht aus, um deren Zugehörigkeit zur Kategorie der spezialisierten Zellenordnung einwandfrei zu beweisen. So wissen wir nicht genau, ob im Stadium VIII die ganze Umordnung der vier Ektodermzellen als aktive Spezialleistung anzusehen ist, oder ob nur der Anstoß zum typisch ungleichen Verhalten der linken und rechten Seite aktiv geschieht, während die

eigentliche Dislokation den nach dem Plateauschen Prinzipe wirkenden Faktoren der Epithelbildung und Massenkorrelation überlassen bleibt. Auch über die Orientierung des Ektoderms im Stadium XII bestehen in dieser Hinsicht noch Zweifel; ich selbst habe sie für aktiv angesehen, Boveri erklärte sie auf Grund seines Materials für rein mechanisch. Wenn nun irgend einer von diesen zweifelhaften Fällen bei T-Riesen sich wiederholen sollte, so wäre seine aktive Natur endgültig festgestellt.

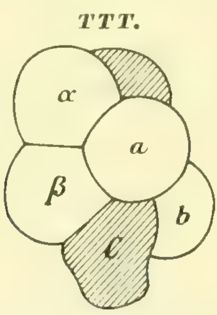
Darüber hinaus aber dürfen wir hoffen, daß Einzelheiten derjenigen Vorgänge der spezialisierten Zellenordnung, die bei den T-Riesen etwa wiederkehren, uns Anhaltspunkte zu einer Hypothese über die spezielle Beschaffenheit der zur Verwendung kommenden Mechanismen liefern werden.

Und endlich verspricht uns die Geschichte der Riesen Auskunft über die Frage, ob die normale Umgebung einer Zelle als auslösender Reiz für ihr spezialisiert-cytotaktisches Verhalten notwendig ist, oder ob die Zelle die Gründe ihrer Tätigkeit von Geburt an in sich trägt.

Nun aber bereitet die analytische Ausbeutung der T Riesengeschichte für unseren gegenwärtigen Zweck gewisse Schwierigkeiten, über deren Wesen und Umfang wir uns zur Vermeidung späteren Aufenthaltes vorweg verständigen wollen.

Zunächst: was verstehen wir unter der „Wiederkehr" eines Vorganges der typischen Spezialordnung bei den T-Riesen? In der deskriptiven Entwickelungsgeschichte von Ascaris verwendet man, um ein bestimmtes Geschehnis dieser Art in Kürze zu beschreiben, willkürlich irgend eine auffallende räumliche Beziehung der Zellen, an denen die aktive Ordnung sich abspielt, zu ihrer Nachbarschaft. Man sagt z. B., im Stadium VIII gleitet die vordere rechte Ektodermzelle a aus der quadratischen Anfangsstellung nach hinten, bis sie die Schwanzzelle C, von der sie früher um eine volle Zellenbreite entfernt war, erreicht (Fig. TTT). Aber das ist nicht die einzige deskriptive Möglichkeit: ebensogut kann man sich auf die Angabe der etwas minder auffallenden Tatsache beschränken, daß die wandernde Zelle mit der linken hinteren Ektodermzelle β, die sie nach Abschluß der Klüftung nur eben berührte, eine breite Kontaktfläche bildet. Beide neugeschaffenen Kontaktverhältnisse stellen typisch-deskriptive Merkmale der genannten Verlagerung dar.

TTT.



Stadium VIII nach der Orientierung; von oben.

Nun kann bei den T-Riesen, wenn die Konfiguration des Keimbezirkes, um den es sich handelt, abnorm verändert ist, die lückenlose Wiederkehr aller typisch-deskriptiven Beziehungen eines Vorganges direkt unmöglich sein. Aber das schließt im Rahmen einer kausalen Untersuchung noch nicht aus, daß die Art, wie der Vorgang sich abspielt, dennoch als „typisch" bezeichnet wird. Es steht ja noch keineswegs fest, daß sämtlichen deskriptiven Merkmalen einer Spezialordnung auch wirklich ein physiologisches Geschehen entspricht; daß also in unserem Beispiele etwa die Zelle a sowohl von C, als von der linken hinteren Ektodermzelle β aktiv herangezogen würde. Sondern nur die eine oder nur die andere Erscheinung könnte durch eigene Ursachen bedingt und für den typischen Ablauf des Vorganges

unentbehrlich sein. Für die von uns angestrebte Beweisführung aber haben offenbar nur die selbständig bedingten, kausalen Beziehungen Interesse, auf sekundäre Nebenerscheinungen — mögen sie in deskriptiver Hinsicht noch so auffällig sein — kommt nichts an. Wenn nun von allen deskriptiven Merkmalen eines Zellenordnungsvorganges bei T-Riesen auch nur ein einzelnes ausnahmelos wiederkehrt; wenn beispielsweise im Stadium VIII die Zelle a zwar nie mit C, aber immer mit β in Verbindung tritt, so betrachten wir dieses eine Detail als das allein kausale, als den vollgültigen Vertreter des ganzen Normal-Vorganges, und erklären, das Geschehnis sei bei dem Riesen vorschriftsmäßig wiedergekehrt. Beide Aufgaben unserer Analyse: die Enthüllung der eigentlich kausalen Bestandteile typisch-deskriptiver Spezialordnungsvorgänge und der Nachweis ihrer Wiederholung bei T-Riesen können eben nicht anders als gemeinsam erledigt werden. Und darum liegt in dieser Besonderheit unseres Materials, die auch im Kapitel über die Teilungsrichtungen bereits zur Geltung kam (p. 80), schließlich gar keine Erschwerung, sondern fast ein Gewinn.

Bedenklicher ist die zweite Schwierigkeit; sie kann den Wert der T-Riesen für die Analyse der uns beschäftigenden Geschehensart in der Tat stark verringern oder selbst illusorisch machen. Wie immer der Mechanismus der aktiven Zellenordnungsvorgänge im speziellen beschaffen sein möge, so ist doch — besonders nach unseren Erfahrungen über die Physiologie der Komplex- und Epithelbildung — äußerst wahrscheinlich, daß in irgend einem Grade mechanische Massenkorrelationen mit der Umgebung für Einzelheiten des deskriptiv-normalen Ablaufs nicht zu entbehren sind. Fassen wir wiederum die Orientierung des Ektoderms im Stadium VIII als Paradigma ins Auge, so wird möglicherweise nur das Hauptereignis, nämlich das Rückwärtsgleiten der Zelle a, vielleicht auch die vorschriftsmäßig gerichtete Drehung des ganzen rechten Paares gegen das linke, eventuell sogar noch die Loslösung der Zelle b von β durch irgend eine besondere Kausalität gewährleistet sein. Aber auf sämtliche Details der typischen Konfiguration erstreckt sich die Aufgabe der aktiv ordnenden Mechanismen wohl kaum: vielleicht ist die Art, wie das linke und rechte Zellenpaar windschief gegeneinander verdreht liegen bleiben, der genaue Abstand, zu welchem b und β auseinanderrücken, nur das Ergebnis von Massenkorrelationen mit der sprenkelförmig gekrümmten ventralen Zellfamilie. Entzöge man dem Ektoderm das vierzellige Stützgerüst, auf dem es sich normalerweise bewegt, so könnte wohl das Rückwärtsgleiten, die Drehung der Paare, selbst eine Scheidung von b und β, schwerlich aber — so vermutet man — das ganze deskriptiv-normale Bild der schiefen T-Figur zustande kommen.

Wenn nun die Annahme der Mitwirkung von Massenkorrelationen richtig ist, so müssen wir uns darauf gefaßt machen, daß auch mancher wirklich aktive Spezialordnungsvorgang bei den T-Riesen in stark veränderter Form, oder, was schlimmer wäre, daß er gar nicht wiederkehrt. Denn auch für den Eintritt der selbständig bewirkten Hauptereignisse könnten gewisse Massenkorrelationen Vorbedingung sein. Alle „Ursachen“ eines typischen Vorganges sind vielleicht zur Stelle, die Blastomere, die an ihm kausal beteiligt sind, stehen in vorschriftsmäßiger Ausrüstung zur Aktion bereit; aber es geschieht nichts, weil die mechanischen Bedingungen, unter denen die ordnenden Mechanismen typisch wirken könnten, nicht vorhanden sind. — Und auch das Umgekehrte ist zu besorgen: bei einem T-Riesen könnte die Konfiguration derartig verändert sein, daß

ein bestimmter, vollkommen typisch vorbereiteter Verschiebungsprozeß durch unvorgesehene Hindernisse mechanisch vereitelt wird.

Die Nutzanwendung von alledem liegt auf der Hand. Wenn irgend ein deskriptiv-normales Geschehnis der Spezialordnung bei den T-Riesen vorschriftsmäßig oder doch nur in solcher Veränderung wiederkehrt, daß die Abweichung als ein Ergebnis der modifizierten Massenkorrelation zu erkennen ist, so wissen wir bestimmt, daß hier die typischen Mechanismen der Zellenordnung in den normalerweise dazu berufenen Blastomeren vorhanden sind. Im gegenteiligen Falle aber gibt es zwei widersprechende, für uns nicht trennbare Möglichkeiten: der Vorgang kann einerseits lediglich aus Mangel an den mechanischen Vorbedingungen der Massenkorrelation, aber bei Gegenwart der typischen Mechanismen unterblieben sein, andrerseits deshalb, weil die typischen Mechanismen selber fehlten. Also gilt für die kommende Erörterung noch in besonders hohem Maße, was bei der analytischen Verwendung der T-Riesen überhaupt zu bedenken ist: daß nur die positiven Fälle wirklich beweisend sind.

Und jetzt beginnen wir, genügend vorbereitet, die Analyse mit einer systematischen Darstellung alles dessen, was ich über die Wiederkehr typisch spezialisierter Selbstordnungsvorgänge bei T-Riesen ermittelt habe.

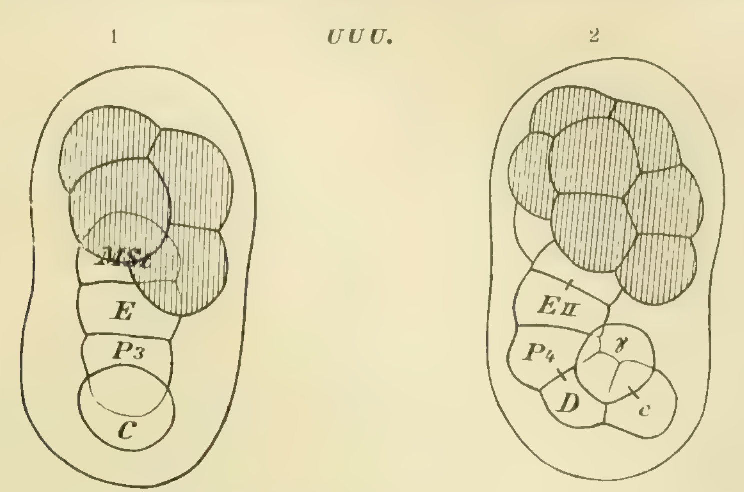
C. Typische Spezialordnung bei T-Riesen.

α. Das Verharren.

Das Phänomen des „Verharrens" in einer dem Plateauschen Prinzip widersprechenden, einreihig-medianen oder streng bilateralen Anfangsstellung, das für die frühen Entwickelungsstufen der Ventralfamilie so charakteristisch ist, erweckt, wenn man sein Auftreten am normalen Keim betrachtet, nicht den Eindruck, als ob es durch besonders komplizierte und kräftige Mechanismen bewirkt würde. Die Ventralfamilie liegt ja immerhin gut eingepackt zwischen den ektodermalen Nachbarzellen, hat zum Ausgleiten aus der Medianebene gar nicht viel Gelegenheit; und man denkt mit berechtigter Ökonomie, ein kleines Quantum aktiver Selbstordnung und ein bedeutender Anteil mechanischer Massenkorrelation müßte von Stufe zu Stufe zur Aufrechterhaltung der durch den Klüftungsprozeß geschaffenen einreihig-bilateralen Anordnung genügend sein. Für die T-Riesen ergibt sich hieraus keine günstige Prognose. Da die Ventralfamilie der T-Riesen, aller ihrer normalen Stützen beraubt, gezwungen ist, sich frei in den Schalenraum hinaus zu entfalten, so ist für ihre einzelnen Zellen der Unterschied der Massenkorrelation enorm. Und die Vermutung liegt nahe, daß unter diesen total veränderten Umständen die nach dem Plateauschen Prinzipe wirkenden Faktoren der Komplexbildung die Oberhand gewinnen und das aktive Verharren der Blastomere, das auf solche Schwierigkeiten nicht eingerichtet ist, vereiteln müßten.

Aber das Gegenteil geschieht; und hierin liegt ein ganz besonders markanter Zug aus der Geschichte der T-Riesen. Im Stadium VIII formieren die Glieder der vierzelligen Ventralfamilie längere Zeit hindurch eine einfache, frei in den Schalenraum hinausgestreckte Reihe, verharren also zunächst genau in der Anordnung, in der sie entstanden

sind. Gegen das Ende der Ruheperiode wird durch einen Vorgang cellulärer Gestaltveränderung, den wir im nächsten Abschnitte analysieren werden, das Schwanzende der Reihe hakenförmig umgebogen, wobei gewöhnlich — aber nicht immer (Fig. UUU 1) — eine Berührung zwischen der Schwanzzelle C und der Urdarmzelle E zustande kommt. Die



Zwei T-Riesen nach dem Leben. Das Ektoderm ist schraffiert. 1) Stadium VIII, die Ventralfamilie dorsal gesehen. 2) Stadium XVI, Ventralfamilie schräg von der Seite.

Ebene, in der die Bewegung sich vollzieht, erweist sich durch die Spindelstellungen der nächsten Klüftung als die „partielle Medianebene" der Ventralgruppe; und in dieser streng medianen, also in unserem Sinne „typischen" Lagerung verharren die Blastomere bei der großen Mehrzahl der Riesen (Taf. I, Fig. 4). Auf der nächstfolgenden Stufe gilt wiederum für fast alle Fälle, daß die vier mittleren Zellen der Ventralfamilie, EI, EII, P_4 und D einreihig hintereinander liegen bleiben, wie sie entstanden sind. Auch kommt es wenigstens gelegentlich vor (Fig. UUU 2), daß vorn und hinten die bilateralen Zellenpaare mst und *μστ*, c und *γ*, frei an EI und D angefügt, den Abschluß bilden. Zumeist aber — und natürlich immer dann, wenn schon im Stadium VIII die Zelle C Anschluß an P_3 gewonnen hat — ist die Gruppierung der Familie eine konzentriertere: fünf Zellen des freien Hinterendes vereinigen sich zu einer soliden Zellenmasse, an der jedoch die typische median-bilaterale Anordnung in aller Genauigkeit fortbesteht (Taf. I, Fig. 8).

Es fehlt, wie aus der bedingten Fassung dieser Angaben zu entnehmen ist, keineswegs an negativen Fällen. Doch lassen sich diese ungezwungen durch jene Störungen der Massenkorrelation erklären, auf die wir im voraus gefaßt sind. Zunächst begreifen wir sehr wohl, daß die Mechanismen des aktiven Verharrens einem groben mechanischen Hindernis gegenüber, das die neue Konfiguration des Keimes mit sich bringt, versagen werden. In solcher Lage befindet sich sehr oft das Schwesterzellenpaar mst und *μστ* der achtzelligen Stufe (Taf. I, Fig. 8); ektodermale Elemente in atypischer Gruppierung versperren ihm den Raum, drängen es zur Seite, und es ist gewiß kein Wunder, daß durch derartig gewaltsame Störung das Zellenpaar fast immer noch während seiner Geburt zum Ausgleiten aus der Bilateralstellung gezwungen wird. — Vielfach übt auch das Fehlen derjenigen Massen-

korrelationen, die am normalen Keim das Abweichen von der Mittelebene zwar nicht verhindern, aber doch wohl erschweren, die von uns vorausgesehene schädigende Wirkung aus. Wenn bei so vielen T-Riesen im Stadium VIII und XVI die aktive Selbstordnung der ihrer normalen Stützen beraubten Ventralfamilie ihr Ziel noch erreicht, so ist das erstaunlich genug; aber wir begreifen, daß eine unbedeutende Schwankung im Energieverhältnis der konkurrierenden Faktoren, z. B. eine krankhafte Schwäche des selbstordnenden Mechanismus - und derartiges ist ja bei unseren monströsen Gebilden immer wahrscheinlich — das Resultat in sein Gegenteil verändern kann: die allgemeine Komplexbildung siegt über die Spezialordnung. So entstehen wohl T-Riesen, wie ich sie öfter, und besonders in stark geschädigtem Materiale fand, bei denen die Ventralgruppe auf ihrer vierzelligen und erst recht auf der nächstfolgenden Stufe nach dem Prinzipe der kleinsten Flächen zu unregelmäßigen, soliden Klumpen zusammengeglitten war (Taf. II, Fig. 15).

Da nun beide Fehlerquellen der Massenkorrelation: die gewaltsame Behinderung des aktiven Verharrens durch andrängende Nachbarzellen einerseits und das Versagen der selbstordnenden Tätigkeit infolge des Mangels normaler mechanischer Unterstützung andererseits sich mit dem Fortgang der Ontogenesis akkumulieren werden; und da erfahrungsgemäß der Gesundheitszustand aller T-Riesen vom ersten Typus sich schnell verschlechtert; so erklärt sich endlich auch, warum es mir bisher bei älteren Riesen dieser Gruppe nie gelang, das Phänomen des aktiven Verharrens in einer prinzipwidrigen Lage aufzufinden.

Nicht viel ergiebiger waren in unserer Angelegenheit die T-Riesen vom zweiten Typus. Der Musterriese (Taf. III, Fig. 42) zeigte zwar noch sehr schön, daß die vier Tochterzellen von c und γ in ihrer fast quadratischen Anfangsstellung dauernd liegen blieben, obwohl die Massenkorrelation keineswegs der normalen glich, sondern eine tiefe Lücke an der rechten Flanke des Ektoderms zum Ausgleiten förmlich herausforderte. Aber über diese Stufe hinaus erfahren wir nichts, da unser Riese gleich danach starb. Das zweite von mir aufgefundene Exemplar erlitt sogar noch früher den Tod durch Platzen der Eischale.

β. Die Orientierung des vierzelligen Ektoderms.

Folgendes sind die kausalen Fragen bezüglich der Umordnung des vierzelligen Ektoderms, für welche die Geschichte der T-Riesen eine Antwort in Aussicht stellt. Auf Grund der normalen Ontogenesis vermochten wir von dem ganzen Umordnungsprozesse, der das anfängliche Quadrat in einen Rhombus, darauf in ein schiefes T verwandelt, nur einen einzigen und obendrein unwichtigen Zug mit Sicherheit als aktiv anzusprechen: die typische Bevorzugung der rechten gegenüber der linken Körperseite; während alles übrige als mechanische, dem Plateauschen Prinzip entsprechende Folge der epithelbildenden Faktoren zu deuten war. Demnach lautet unsere erste Frage, ob dieses eine zweifellos aktive Geschehnis bei veränderter Konfiguration des Keimes überhaupt wiederkehrt; geschieht es, so wird sich zugleich ein Anhalt darüber gewinnen lassen, welche Bestandteile des achtzelligen Embryo kausal daran beteiligt sind. — Darüber hinaus aber besteht die Möglichkeit, daß auf den Rest des ganzen Vorganges, die eigentliche Dislokation, durch das Verhalten der T-Riesen neue

Beleuchtung fällt; sollte ein Teil dieser Bewegungen unter Verhältnissen wiederkehren, in denen das Prinzip der kleinsten Flächen zu ihrer Begründung nicht mehr genügt, so würden auch sie als aktiv erwiesen sein.

1.

Ist es bei den T-Riesen, wie am normalen Keim, die vordere rechte Ektodermzelle, die nach rückwärts gleitet und mit der linken hinteren in breite Berührung tritt? Die Antwort darauf findet sich nicht so leicht, als man denken möchte. Unsere alte Methode, jeden positiven Fall als beweiskräftig anzusehen, negative Fälle aber, weil sie möglicherweise durch unberechenbare Einflüsse der Massenkorrelation oder durch Schwäche des Embryo verschuldet sind, von der Verhandlung auszuschließen, ist hier nicht anwendbar. Denn da die vier Ektodermzellen auf Grund ihrer epithelbildenden Eigenschaft die quadratische Anfangsstellung durchaus mit einer konzentrierteren vertauschen müssen, hierfür aber nur die beiden Möglichkeiten: daß a mit β oder daß α mit b in Berührung tritt, zu Gebote stehen, so ist die Wahrscheinlichkeit des typischen Verhaltens, auch wenn die Entscheidung darüber ganz dem Zufall preisgegeben wäre, ohnehin = $\frac{1}{2}$. Es bleibt also nichts übrig, als eine Art Abstimmung unter den Riesen vorzunehmen. Überwiegen die typisch gerichteten Fälle an Zahl, so spricht für das Vorhandensein des typisch ordnenden Faktors die Wahrscheinlichkeit; durch Einstimmigkeit oder doch starke Majorität — bei einer nicht gar zu geringen Zahl der Fälle — könnte seine Existenz bewiesen werden. Hierzu aber gehört vor allen Dingen, daß wir feststellen, wieviele T-Riesen denn überhaupt in unserer Angelegenheit stimmberechtigt sind.

Von den zweieinhalb Dutzend zumeist lebendiger T-Riesen, die mir aus dem fraglichen Entwickelungsstadium vorgelegen haben, scheidet zunächst eine Anzahl deswegen aus, weil ihr Ektoderm durch eine atypische Einwirkung von außen her an der Entfaltung einer etwa vorhandenen typisch ordnenden Tendenz gewaltsam verhindert wurde. Während nämlich das vierzellige Ektoderm normaler Embryonen in der geräumigen Kugelschale keinerlei Hindernis für seine Bewegungen findet, kommt es bei T-Riesen zuweilen vor, daß das sanduhrförmige Gehäuse die Gruppe der Ektodermzellen nicht nur allseitig berührt, sondern auch bedeutend zusammendrückt. So saß z. B. bei dem Musterriesen vom I. Typus (Taf. I, Fig. 2 und 3) das ektodermale Quartett dermaßen fest in seiner Schalenkammer eingeklemmt, daß gerade während der kritischen Zeit gegenseitiges Gleiten einfach unmöglich war. — Als dann später durch eine gemeinsame Verlagerung der ganzen Gruppe Spielraum geschaffen wurde, erfolgte zwar post festum eine starke Verschiebung der Zellen; aber es ist klar, daß dieses nachträgliche, mechanisch erzwungene Geschehnis, selbst wenn es vorschriftsmäßig verlaufen wäre, für unsere Untersuchung nicht in Frage kommen kann. Und gleiches gilt für einige andere Fälle.

Stärker noch schmilzt die Zahl unserer Stimmberechtigten dadurch zusammen, daß bei vielen T-Riesen zwar nicht der nötige Spielraum für das Ektoderm, wohl aber die Möglichkeit fehlte, die typische oder abnorme Bewegungsrichtung des Gleitens festzustellen. In der normalen Entwickelung ist nichts leichter, als die Verwandtschaft und morphologische

Bedeutung der vier ektodermalen Zellen zu bestimmen, auch wenn man den Teilungsvorgang selbst nicht beobachtet hat: nämlich mit Hilfe der unteren Zellfamilie. Man weiß, daß die Längserstreckung dieser unteren Gruppe mit der Teilungsebene des Ektoderms zusammenfällt; je zwei nebeneinander und quer zu jener Richtung gelegene Zellen sind also Schwesterzellen. Und da ferner das kaudale Ende des Embryo durch das einseitige Überragen der ventralen Abteilung schon auf diesem Stadium kenntlich wird, so ergibt sich ohne weiteres, welche Zelle eines jeden Paares als linke, welche als rechte zu bezeichnen ist. Anders bei T-Riesen. Wohl findet sich auch hier in der mehr oder minder ausgesprochenen Neigung und Krümmung der unteren Gruppe ein Merkmal, das die rostro-kaudale Richtung und damit links und rechts markiert; aber diese Richtungsbestimmung ist nur partiell, ein Eigentum der Ventralfamilie und gilt keineswegs immer auch für den Bereich des Ektoderms. Sie kann vielmehr gegen die ektodermale Mittelebene um nicht weniger als 90° verschoben sein; dies ist der Fall, wenn bei den Orientierungsversuchen im Stadium IV der T-Balken, resp. die Zelle EMSt über die erste, quer zur Mittelebene gerichtete Bewegungsphase nicht hinausgekommen war. Und da diese quere Verschiebung ebenso oft nach der linken wie nach der rechten Seite geht, so fehlt bei solchen T-Riesen jede Möglichkeit, vorderes und hinteren Ektodermzellenpaar zu unterscheiden. Gewöhnlich aber tritt an dem T-Balken der Riesen — wie auch in der normalen Ontogenesis — frühzeitig die zweite Bewegungsphase, die kaudalwärts gerichtete „Rückdrehung" nach der Mittelebene ein. Und wenn dieselbe auch nicht zur völligen Ausführung gelangt, sondern auf halbem Wege oder noch früher stecken bleibt, so ist doch damit die Lage der morphologischen Mittelebene und die Rostro-Kaudalrichtung des Gesamtkeimes ausreichend markiert. Hieraus ergibt sich für die Verwendbarkeit der T-Riesen in unserer Frage folgendes. Unbedingt ausgeschlossen ist die morphologische Bestimmung der vier Ektodermzellen immer dann, wenn man aus irgend einem Grunde ihre paarweise schwesterliche Zusammengehörigkeit nicht kennt; denn mag in solchen Fällen die rostrokaudale Richtung der unteren Zellfamilie noch so klar zutage treten, so weiß man doch im Einzelfalle nie, ob jene Richtung mit der genealogischen Mittelebene des Ektoderms koinzidiert oder sich kreuzt, ob sie nach links oder nach rechts gegen dieselbe verschoben ist. Kennt man aber die Lage der ektodermalen Mittelebene, so kommt es wieder darauf an, ob die gegenseitige Verdrehung der oberen und unteren Gruppe genau 90° beträgt oder nicht. Nur im letzteren Falle ist es möglich, vorn und hinten, links und rechts am Ektoderm zu unterscheiden.

Leider mußte aus diesem oder jenem Grunde ein großer, ja der größere Teil meines ohnehin beschränkten Materials disqualifiziert werden. Manche von den T-Riesen fand ich erst auf, als ihr Ektoderm bereits vierzellig geworden war, so daß jeder Anhalt für schwesterliche Zusammengehörigkeit fehlte. Andere klüfteten sich über Nacht, oder es traten sonstige Zufälligkeiten ein, durch die der entscheidende Vorgang meiner Kontrolle entzogen wurde. Bei einigen T-Riesen wiederum ließ das Verhalten der unteren Gruppe keine sichere Entscheidung darüber zu, welches Ende der ektodermalen Mittelebene als das kaudalwärts gerichtete bezeichnet werden sollte.

Was nach allen diesen Abgängen noch übrig bleibt, sind sieben Riesen, die zwar in ihrer Entwickelungsweise und in der Form ihrer Schalen keineswegs übereinstimmten, wohl aber in folgenden beiden, hier ausschlaggebenden Eigenschaften: Ihr Ektoderm fand erstens in

der Schale uneingeschränkte Bewegungsfreiheit; und zweitens lag bei allen die Möglichkeit vor, jedes von den vier Blastomeren auf eine entsprechende Zelle des normalen Schema zurückzuführen. Bei diesen sieben T-Riesen erfolgte die Verschiebung des ektodermalen Quadrates in derselben Richtung, wie in der normalen Ontogenesis. Immer war es die rechte vordere Zelle a, die sich der linken hinteren zu breiter Berührung näherte.

Ich glaube, man wird diese Abstimmung trotz der beschränkten Zahl der Fälle, eben weil sie widerspruchslos ist, gelten lassen. Und wir verzeichnen demnach als erstes Ergebnis die Tatsache, daß derjenige Bestandteil des ektodermalen Orientierungsprozesses im Stadium VIII, dessen aktive Natur von Anfang an nicht bezweifelt werden konnte, trotz stark veränderter Konfiguration der T-Riesen wiederkehrt. Hierdurch fällt zugleich ein Licht auf die speziellere Kausalität des Vorganges: es kann nur das Ektoderm selber, nicht aber, wie man auf Grund des normalen Ablaufes vielleicht in erster Linie glauben möchte, die Schwanzzelle C physiologisch daran beteiligt sein.

Es fragt sich nun zweitens, ob die Vermutung, daß die eigentliche Neugruppierung der vier Ektodermzellen am normalen Keim, vor allem die Verdrehung des rechten Paares gegen das linke und die Trennung der Zellen b und β, rein passiv durch Massenkorrelation mit der Ventralfamilie geleitet werde, — in der Geschichte der T-Riesen ihre Bestätigung oder etwa ihre Widerlegung findet.

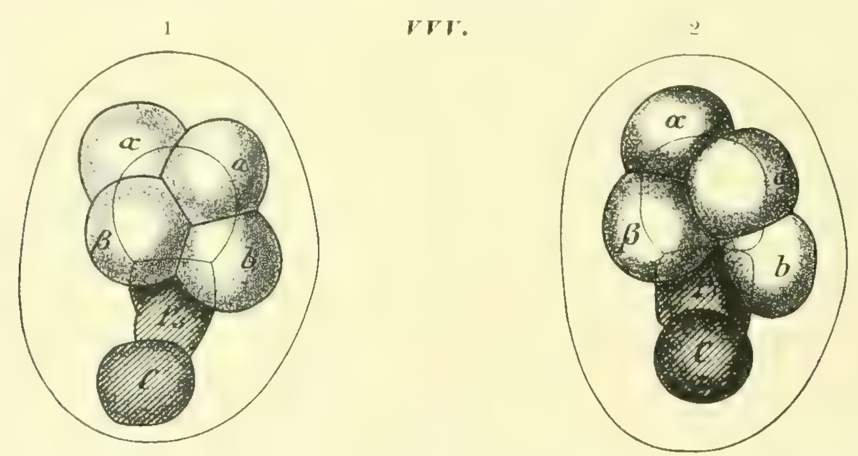
Bei sämtlichen T-Riesen, deren Ektoderm überhaupt Bewegungsfreiheit besaß, verlief der erste Teil der Umordnung durchaus im Sinne der typischen Ontogenesis. Fast gleichzeitig mit der Herstellung des Rhombus begann die gegenseitige Verdrehung der Zellenpaare und zwar erwies sich die Richtung, in der die letztere geschah, in allen sieben der Kontrolle zugänglichen Fällen als die typische. Darüber hinaus aber stimmte das Verhalten der T-Riesen mit dem der normalen Keime nicht überein. Die beiden hinteren Ektodermzellen b und β trennten sich bei den T-Riesen nie, und die normalerweise folgende Auswärtsschwenkung des rechten Paares, die zur Entstehung der schiefen T-Figur Anlaß gibt, unterblieb. Statt dessen führte abnorm starke Drehung in vielen Fällen sogar zu einer atypischen, wenn auch beschränkten Berührung zwischen b und α, so daß die Form der Ektodermzellengruppe der eines soliden Tetraëders nahe kam; und ein einziges Mal, nämlich beim isolierten Ektoderm des Dreifachzwillings (Taf. IV, Fig. 57), wurde durch rechtwinklige Verdrehung der Paare die tetraëdrische Gruppierung de facto erreicht.

Nun entspricht unverkennbar die Gesamtheit dieser Geschehnisse, wo sie mit der typischen Vorschrift harmonieren und wo sie von ihr abweichen, aufs genaueste dem, was nach dem Prinzip der kleinsten Flächen zu erwarten war. Daß das anfängliche, horizontale Quadrat auch bei den T-Riesen in einen Rhombus und gleich darauf durch „vertikale" Verschiebungen in eine mehr oder minder tetraëdrische Gruppe verwandelt werden mußte, versteht sich von selbst. Aber auch das ist gewiß, daß nach dem Plateauschen Prinzip diejenigen beiden Zellen, die in der langen Diagonale des Rhombus lagen, durch ihre besonders exponierte Lage gezwungen waren, nach abwärts zu gleiten; woraus für alle jene Fälle, in denen die erste Verschiebung der vier Ektodermzellen nachweisbar der typischen Vorschrift genau entspricht, zugleich ein typisches Drehungsverhältnis des linken und rechten Zellenpaares resultieren mußte. Andererseits aber sind bei der stark abnormen Konfiguration

der T-Riesen, die dem Plateauschen Prinzipe ganz neue Flächenminima in Aussicht stellt, auch die Abweichungen begreiflich. Offenbar böte die Trennung der Schwestern b und β und Bildung einer ektodermalen T-Figur bei den Riesen, wo keine andrängende Schwanzzelle bereit ist, die Lücke auszufüllen, keinen Gewinn.

So sprechen denn die mitgeteilten Tatsachen aus der Geschichte der T-Riesen nicht gegen die deskriptiv genommene Vermutung von der rein passiven Natur der fraglichen Bewegungsvorgänge im typischen Stadium VIII. Aber freilich können sie dieselbe auch nicht beweisen. Es besteht ja doch immer noch die Möglichkeit, daß in der normalen Entwickelung ein aktiv ordnender Faktor die Umordnung der vier Ektodermzellen bewirkt oder doch unterstützt, der eben bei T-Riesen aus irgend einem Grunde in Wegfall kommt, — oder vielleicht zwar vorhanden ist, aber der veränderten Massenkorrelation halber sich nicht betätigen kann.

Und wirklich liegen mir ein paar Beobachtungen vor, die unsere Angelegenheit in sehr verändertem Lichte erscheinen lassen. An drei von den sieben Riesen, bei denen eine genaue Bestimmung der Ektodermzellen überhaupt möglich war, bemerkte ich, daß die beiderseitigen Zellenpaare sich nicht etwa in entgegengesetztem Sinne verdrehten, das eine



T-Riese vom zweiten Typus. Orientierung des vierzelligen Ektoderms. Dorsal gesehen. Nach dem Leben.

rechts herum, das andere links herum, was doch am raschesten und gründlichsten zu einer dem Plateauschen Prinzip konformen Anordnung geführt haben würde: sondern das linke Paar behielt seine Lage der Ventralgruppe gegenüber bei, und nur das rechte drehte sich „links herum“ — ganz, wie in der typischen Ontogenesis (Taf. III, Fig. 25). Hierbei verdient noch der Umstand hervorgehoben zu werden, daß gerade den genannten drei Riesen eine besondere Glaubwürdigkeit in Sachen der vorschriftsmäßigen Wiederholung typischer Selbstordnungsvorgänge zukam. Zwei von ihnen stellten den „zweiten Typus“ der T-Riesenentwicklung dar und waren offenbar von allen Riesen die gesündesten und gestaltungskräftigsten; und der dritte (Fig. UUU 1, p. 193) verriet wenigstens durch die Haltung seiner Ventralgruppe eine nicht gewöhnliche Beständigkeit seiner selbstordnenden Mechanismen gegenüber den Fehlerquellen der Massenkorrelation. So gewinnt denn die Wahrscheinlichkeit überwiegenden Raum, daß auch die typische Drehungsart des rechten Paares durch eine besondere aktive Tätigkeit gewährleistet wird.

Und einer von unseren drei T-Riesen reproduzierte von den normalen Geschehnissen des Stadiums, wenn nicht ein Zufall im Spiele ist, sogar noch mehr (Fig. VVV 2). Man sieht, daß die beiden kaudal gelegenen Ektodermzellen des Riesen am Ende der Ruheperiode zwar nicht faktisch getrennt, aber doch auffallend weit, fast bis zur Trennung auseinandergezogen sind, obwohl die Schwanzzelle C, die in der normalen Ontogenesis durch ihren Kontakt als Stein des Anstoßes im Sinne des Plateauschen Prinzipes zu wirken scheint, sie nicht berührt. — Für einen unzweideutigen Beweis aktiver Tätigkeit halte ich diese vereinzelte Beobachtung natürlich nicht. Aber sie gibt doch wohl zu bedenken, ob nicht in der typischen Ontogenesis eine selbstordnende Tendenz zur Trennung der Zelle b und β vorhanden ist.

γ. Die Orientierung des achtzelligen Ektoderms.

Bei der normalen Umordnung des achtzelligen Ektoderms ließen sich zwei Phasen der Bewegung deutlich unterscheiden. In unmittelbarem Anschluß an die Klüftungsperiode entsteht durch leichte Verschiebungen eine regelmäßige, aus einem linken Rhombus und einer rechten T-Figur zusammengesetzte Konfiguration; diese wird darauf in einer zweiten Phase gesprengt. Es schien auf Grund des normalen Geschehens zweifellos, daß die ersten Verschiebungen passiv nach dem Prinzip der kleinsten Flächen vollzogen werden. Bezüglich des aktiven oder passiven Wesens der zweiten Bewegungsphase besteht zwischen den Autoren noch Meinungsverschiedenheit.

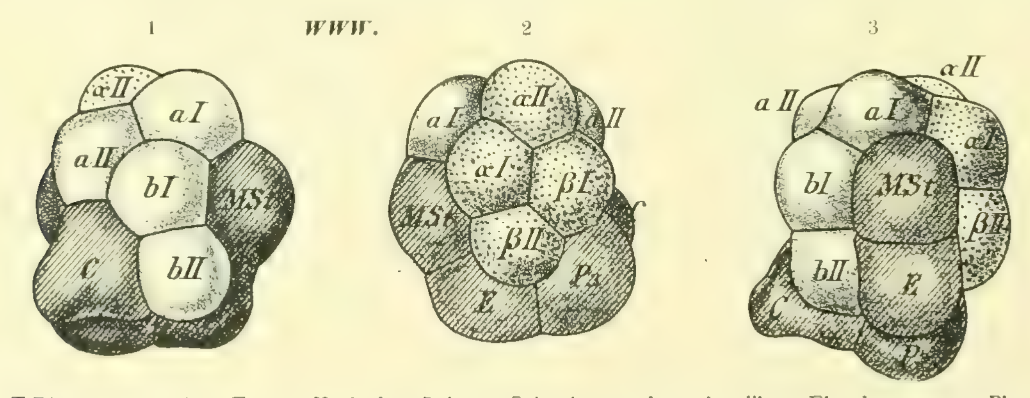
Von allen diesen typischen Ereignissen geschah bei der großen Mehrheit meiner T-Riesen — nichts. Das achtzellige Ektoderm der Riesen vom ersten Typus stellte allemal und für die ganze Dauer seiner Existenz eine rundliche Blase dar, deren Zusammensetzung meist aussah, als wären zwei vierzellige Rhomben schräg gegeneinander verschoben worden (Taf. I, Fig. 6 und 7; Taf. II, Fig. 15). Ein Gebilde ähnlicher Art, aber von fast vollendeter Kugelform lieferte das isolierte Ektoderm unseres Dreifachzwillings (Taf. IV, Fig. 58). Offenbar deckte sich hier wie dort die Anordnung der Zellen genau mit dem, was nach dem Prinzip der kleinsten Flächen zu erwarten wäre. — Ebenso fehlte auch bei mehreren Riesen des zweiten Typus sowohl die charakteristische Konfiguration der ersten Bewegungsphase, als deren spätere Zerstörung. Unser zweiter Musterriese (Taf. III, Fig. 31 bis 36) hätte vielleicht — nach den Spindelrichtungen zu schließen — an seiner rechten Seite ein vorschriftsmäßiges T zustande gebracht; aber da trat jene früher von mir beschriebene Katastrophe ein, durch die eine Zelle der rechten Seite auf die linke verschlagen und die Gesamtordnung des Ektoderms derartig atypisch wurde, daß sie keinen Vergleich mit den normalen Geschehnissen mehr gestattete (p. 21).

Also: bei allen den genannten Riesen erfolgt die Ordnung des achtzelligen Ektoderms ohne Beziehung zum Typischen, dagegen in völliger Übereinstimmung mit dem Plateauschen Prinzipe, und wir befänden uns, wenn diese Fälle die einzigen wären, wiederum in der Lage, aus dem Verhalten der T-Riesen gar nichts entnehmen zu können. Wir wüßten nicht: ordnet sich das achtzellige Ektoderm der Riesen darum nach dem Plateauschen Prinzipe, weil eben auch in der normalen Ontogenesis keinerlei aktive, selbstordnende Tendenzen in ihm enthalten sind, — oder aber, besteht dennoch eine normale Ordnungstendenz

der Blastomere, die bei den T-Riesen nur aus krankhafter Schwäche oder wegen allzu stark veränderter Massenkorrelationen versagt?

Glücklicherweise befand sich unter meinem Materiale ein einziges Individuum, dessen Geschichte der ganzen Angelegenheit ein anderes Aussehen verleiht. Es handelt sich um den gleichen Riesen vom zweiten Typus, der vorhin (Fig. VVV) besprochen wurde, weil die beiden hinteren Zellen seines Ektoderms durch ihre Form und Lage den Verdacht begründeten, als wenn eine Tendenz zu aktiver Trennung in ihnen vorhanden wäre. Das weitere Schicksal dieses Riesen gestaltete sich wie folgt.

Nachdem das Hinterende der Ventralfamilie sich immer stärker dorsalwärts gehoben hatte, trat endlich die Schwanzzelle C an der typischen Stelle in Kontakt mit dem Ektoderm. Hier waren inzwischen — in allen vier Zellen zu gleicher Zeit — Teilungsfiguren gebildet worden. In dem Augenblicke nun, in dem das neue Kontaktverhältnis zwischen Ektoderm und Schwanzzelle zustande kam, trennten sich die beiden kaudalen Zellen b und β, als wenn sie hierauf nur gewartet hätten, glitten weit voneinander und nahmen Stellung in der linken und rechten Flanke des Gesamtkomplexes. Unmittelbar darauf trat in allen vier Ektodermzellen die Durchschnürung ein. Als diese vollendet war, und noch ein paar leichte Verschiebungen der jungen Elemente stattgefunden hatten, bot das nunmehr achtzellige Ektoderm genau die gleiche Zusammensetzung dar, wie in der ersten Phase des Vorganges beim typischen Embryo. Links war ein Rhombus, rechts eine T-Figur gebildet worden (Fig. WWW Fig. 1—3).

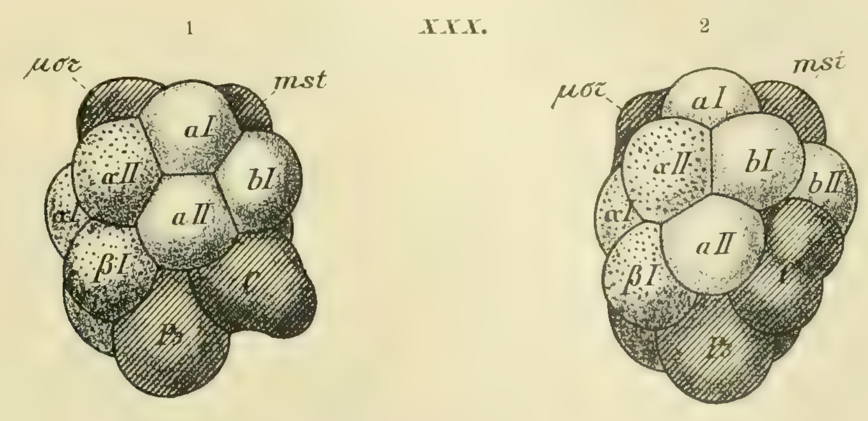


T-Riese vom zweiten Typus. Nach dem Leben. Orientierung des achtzelligen Ektoderms, erste Phase. 1 von rechts, 2 von links, 3 ventral angesehen. Die vier rechten Ektodermzellen sind weiß, die linken punktiert.

Allein die Konfiguration des Gesamtembryo war keineswegs typisch. Eigentümlicherweise hatte nämlich die Schwanzzelle, der es beschieden war, durch ihr Emporsteigen bis an das Ektoderm die Fortentwickelung dieser Zellfamilie noch rechtzeitig in die typische Bahn zurückzuleiten, ihr eigenes Ziel vollständig verfehlt. Sie traf infolge der asymmetrischen Stellung der vierzelligen Ektodermgruppe nicht mitten zwischen die beiden kaudalen Zellen b und β hinein, sondern berührte zunächst nur die rechte von ihnen. Als dann im Anschluß an diese Berührung die allgemeine, fast plötzliche Verlagerung der Zellen eingetreten war, wurde die Schwanzzelle, wie es schien, von der Bewegung davongetragen und gelangte ganz und gar auf die rechte Seite des Embryo. Daselbst richtete sie sich zwar ein, als wenn sie zu Hause wäre, und nahm nach einiger Zeit

die charakteristische, ihr speziell zukommende Birnenform an (Fig. WWW 1 u. 3); es ist aber klar, daß die Konfiguration des ganzen Keimes und das Kontaktverhältnis mancher Zellen nun wieder stark atypisch geworden war. — Unter diesen Umständen war ich nicht wenig gespannt, ob auch die zweite Phase des typischen Dislokationsvorganges, in der die ektodermale T-Figur durch Trennung der Schwesterzellen aI und aII gesprengt wird, bei meinem abnormen Riesen wiederkehren würde.

Zunächst traten in der noch vierzelligen Ventralgruppe ein paar Mitosen ein: die beiden vorderen Blastomere MSt und E teilten sich in einer Weise, die der normalen Vorschrift durchaus entsprach. Ehe auch die beiden hinteren so weit gekommen waren, erfolgte eine Neuordnung des Ektoderms, und siehe da, der typische Vorgang wiederholte sich mit allen seinen Einzelheiten (Fig. XXX 1 u. 2).



Derselbe T-Riese. Zweite Phase der Orientierung. Vom Rücken gesehen.

Was lehrt uns dieser eine Riese? Er gibt zunächst einen experimentellen und endgültigen Aufschluß über das bisher nur deskriptiv beurteilte Wesen des normalen Verschiebungsprozesses. An dem monströsen, in seiner Konfiguration stark veränderten Riesengebilde waren sicherlich die erreichbaren Flächenminima und die dem Plateauschen Prinzipe nach günstigste Gruppierung des achtzelligen Ektoderms nicht dieselben, wie am normalen Keim. Und es erscheint darum ausgeschlossen, daß die typische zweimalige Umordnung der acht Blastomere, falls sie wirklich passiv nach dem Plateauschen Prinzip verliefe, bei unserem T-Riesen in ganz identischer Form hätte wiederkehren können. Also muß die typische Orientierung dieses Stadiums, und zwar nicht nur in der zweiten Phase, wie ich früher glaubte, sondern auch in ihrer ersten Hälfte, eine aktive sein.

Sodann entnehmen wir aus diesem einen positiven Falle, daß die typische aktive Tendenz zur Umordnung der acht Blastomere bei veränderter Konfiguration des Keimes an typischer Stelle vorhanden ist, mit den typischen Mitteln wirkt und sicherlich bei allen oder doch den „gesunden“ T-Riesen das vorgeschriebene Ziel erreichen würde, wenn nicht die allzu starke Veränderung der Massenkorrelation zumeist hindernd im Wege stände.

Endlich liegt in dem Verhalten des Riesen eine Andeutung über die speziellere Kausalität des typischen Ereignisses. Wie auf der vorausgegangenen Stufe, so sind auch diesmal die selbstordnenden Mechanismen auf den Bereich des Ektoderms be-

schränkt; die ventrale Gruppe, besonders die deskriptiv ziemlich stark beteiligte Schwanzzelle spielt keine Rolle dabei und ist zu entbehren. Es genügt darum, wenn die Ektodermzellen selber typisch zueinander gelagert sind. Bei unserem Riesen ermöglichte der glückliche Umstand, daß die vier ektodermalen Mutterzellen noch im Moment ihrer Durchschnürung in vorschriftsmäßige Gruppierung gelangten, den typischen Ablauf der neuen Dislokationsvorgänge.

δ. Spezialordnung auf späteren Stufen und Abschluss.

1.

Es wäre natürlich gut, wenn wir die Beweisführung, die bis zum Ende des Stadium XVI für alle Vorgänge aktiver Selbstordnung so wohl gelungen ist, auch auf die älteren Stadien mit ihren wichtigen Dislokationen ausdehnen könnten. Leider bietet mein Material hierzu wenig Gelegenheit.

Bei allen T-Riesen des ersten Typus wird, wie wir kürzlich erfahren haben, die Anordnung der Ventralfamilie spätestens von ihrer sechzehnzelligen Stufe ab durch improvisierte Gleitbewegungen abnorm. Natürlich wächst mit dem Verluste der typischen Anfangsstellungen die Schwierigkeit, vorgeschriebene aktive Dislokationen, die schon durch fehlerhafte Massenkorrelation so stark behindert sind, noch regelrecht zur Ausführung zu bringen, außerordentlich. Und da obendrein der Gesundheitszustand dieser Riesen von Stufe zu Stufe heruntergeht, so ist kein Wunder, wenn es mir bisher kaum jemals gelang, typisch selbstordnende Vorgänge der späteren Stadien, z. B. schon die Versenkung des Darmes, mit einiger Deutlichkeit an ihnen aufzufinden. — Immerhin sei daran erinnert, daß bei dem auf Taf. II, Fig. 17 dargestellten T-Riesen die typische mediane Trennung des Schwesternpaares mst und $\mu\sigma\tau$ unter äußerst abnormen Verhältnissen der Nachbarschaft und Massenkorrelation vorschriftsmäßig eingetreten war.

Auch die beiden Riesen vom zweiten Typus kommen für die Analyse der fraglichen Erscheinungen nicht mehr in Betracht. Der eine von ihnen ging durch Platzen seiner Schale zu Grunde, ehe seine Ventralfamilie sechzehnzellig geworden war. Und bei dem andern, unserem Musterriesen, versank zwar das Entoderm zur richtigen Zeit und in der typischen Weise (Taf. III, Fig. 43); da aber die Nachbarschaftsverhältnisse der versinkenden Zellen mit den normalen fast völlig übereinstimmten, so hat der Fall natürlich keinen besonderen analytischen Wert.

Nicht günstiger liegen die Dinge bezüglich des primären Ektoderms. In der Periode XII—XVI hatte nur ein einziger T-Riese vom zweiten Typus die vollkommen typische Anordnung seiner acht Ektodermzellen durchgesetzt und schien nicht üble Aussicht zu haben, auch fernerhin vorschriftsmäßige Dislokationen des Ektoderms in nachweisbarer Form zu produzieren. Aber dieser eine Riese verunglückte, wie eben erwähnt, noch während der nächsten Klüftungsperiode. Von allen übrigen, die schon auf der vorigen Stufe kein positives Resultat ergaben, war vorauszusehen, daß sie in späteren Stadien der Ektodermentwickelung wiederum und erst recht versagen müßten. Das Ektoderm dieser Riesen verhielt sich auch fernerhin durchweg so, als würden alle Gleitbewegungen, die seine Zellen

innerhalb der Fläche des Epithels zur Ausführung brachten, lediglich von den Forderungen des Plateauschen Prinzipes dirigiert. An Stelle der höchst charakteristisch geformten Wölbung, die das ektodermale Epithel des normalen Keimes auf Grund der aktiven Zelldislokationen gewinnt und von Stufe zu Stufe verändert, entstand bei den Riesen des ersten Typus allemal eine weite, leere, annähernd kugelrunde Blase, die nur an ihrem unteren Ende geöffnet und hier in unregelmäßiger, offenbar durch Massenkorrelation bestimmter Grenzlinie lückenlos mit der Ventralgruppe verbunden war (Taf. I, Fig. 9—12; Taf. II, Fig. 17, 18). Besonders rein prägte sich diese Gestaltungsart am isolierten Ektoderm des Dreifachzwillings aus: dasselbe glich im sechzehnzelligen Stadium einer regulär gebauten, sphärischen Blastula (Taf. IV, Fig. 59).

An dem Musterriesen des zweiten Typus (Taf. III, Fig. 37—43) bemerkte ich zwar, daß die Blastomere der sechzehnzelligen Platte ihre gegenseitige Lage erheblich veränderten, und ich kann nicht leugnen, daß ein Teil der Bewegungen den Eindruck auf mich machte, als wären sie aktiv und liefen dem Prinzipe der kleinsten Flächen zuwider. Doch ging aus den fraglichen Verschiebungen — wohl hauptsächlich wegen der fehlerhaften Massenkorrelation — eine Gesamtgruppierung des Ektoderms, die der typischen ähnlich gewesen wäre, nicht hervor. Und ob im einzelnen das Gleiten der Zellen zu typischen Vorgängen in Beziehung stand, blieb mir schon darum verborgen, weil ich die ontogenetische Bedeutung der Blastomere gar nicht bis zu diesem Stadium herauf ermittelt hatte. — Dennoch bewies ein einziger merkwürdiger Zug aus der Geschichte dieses Riesen wenigstens das unzweifelhaft, daß an der Ordnung seines Ektoderms noch ein anderer und stärkerer Faktor, als die nach dem Plateauschen Prinzipe wirkende „Epithelbildung" beteiligt war (vgl. p. 24). Nachdem die acht Zellen der vorausgegangenen Stufe mit der Ventralfamilie prinzipgemäß enge Nachbarschaft gehalten hatten, trat im Stadium XXIV rechts am Hinterrande des Ektoderms, d. h. gerade dort, wo eigentlich die Nachkommenschaft der versprengten Zelle bII hätte liegen sollen, eine tiefe Lücke auf, die sich dauernd erhielt, ja in der nächsten Klüftungsperiode sogar noch deutlicher wurde (p. 26; Taf. III, Fig. 42). Unverkennbar waren hier typisch selbstordnende Mechanismen an typischer Stelle in Tätigkeit.

Endlich findet die von uns angestrebte Beweisführung noch in folgendem eine willkommene Stütze. Ich habe früher (p. 177) von Eiern einer kranken Ascaris gesprochen, an denen ein Teil der Ventralfamilie auf verschiedenen, aber immer frühen Stufen in eine atypische und unvollkommene Art der Fortentwickelung verfallen war. Hieraus ergaben sich für das primäre Ektoderm abnorme Zustände der Nachbarschaft und — wenn auch in geringerem Grade — der Massenkorrelation. Aber das hinderte nicht, daß die typischen Verschiebungen der Ektodermzellen von Stufe zu Stufe vorschriftsmäßig von statten gingen, und so die Gesamtkonfiguration dauernd die dem Plateauschen Prinzip widersprechende typische blieb (Taf. V, Fig. 65). Ja, bei diesen monströsen Gebilden erwies sich die selbstordnende Energie der Ektodermhaube als derartig unabhängig von der Massenkorrelation, und so überlegen über die Faktoren der Epithelbildung, daß der hintere Rand der Haube seinen Anschluß an die pathologisch veränderte Ventralfamilie ganz verlor, die Furchungshöhle aber offen mit dem Schalenraum kommunizierte (Taf. V, Fig. 65 bis 67).

2.

Fassen wir jetzt alles zusammen, was aus dem Studium der T-Riesen unter den gegebenen, durch eine Reihe von Fehlerquellen erschwerten Umständen zu gewinnen war, so hat sich zunächst unsere deskriptive Kenntnis der typisch selbstordnenden Vorgänge ein wenig vermehrt. Die doppelte Umordnung des achtzelligen Ektoderms, deren erste Phase auf Grund der normalen Entwickelung passiv zu sein schien, während über die Natur der zweiten noch gestritten wurde, ist jetzt in beiden Hälften als aktive Selbstordnung dargetan. Und daß die Dislokation des vierzelligen Ektoderms in ihren Hauptbestandteilen ebenfalls aktiv und nicht mechanisch vollzogen werde, hat sich als sehr wahrscheinlich herausgestellt.

Sodann verzeichnen wir als wichtigstes Resultat, daß Eintritt und Ablauf der typischen Spezialordnungsvorgänge von der normalen Gesamtkonfiguration des Keimes unabhängig sind; denn bei den T-Riesen und anderen monströsen Gebilden kehren sie wieder und werden offenbar mit Hilfe derselben physiologischen Mechanismen durchgeführt, wie in der typischen Ontogenesis. Allerdings beschränkt sich die nachgewiesene Gültigkeit dieses Satzes zunächst auf gewisse frühe Entwickelungsstufen: bis zum Stadium XVI gelang der Beweis für sämtliche überhaupt vorkommende Geschehnisse der Spezialordnung, darüber hinaus nur für einzelne. Und selbst diese Minderheit von typischen Vorgängen wiederholt sich bei den T-Riesen nicht ausnahmelos; sondern den positiven Fällen stand eine große, mit der fortschreitenden Entwickelung steigende Menge negativer gegenüber. Aber wir legten dar, daß alle solche Abweichungen teils durch die stets vorauszusetzende und mit dem Alter erfahrungsgemäß zunehmende Krankhaftigkeit der T-Riesen, besonders derjenigen vom ersten Typus, — teils durch Fehler der Massenkorrelation erklärbar sind, und darum die Ausdehnung unseres Satzes auf alle typische Spezialordnung der Ontogenesis nicht verhindern können. Unter diesen Umständen fällen wir in der Frage nach dem Ursprung der verwendeten Mechanismen das gleiche Urteil, zu dem wir für alle bisher analysierten Geschehensarten gelangt sind: Zellen, die sich an der Einleitung oder Durchführung eines Selbstordnungsvorganges kausal beteiligen, erhalten den Antrieb zu dieser ihrer besonderen Tätigkeit nicht aus ihrer Umgebung, sondern sie kommen mit dem Beruf dazu auf die Welt. Die typische Differenzierung der spezialisiert-selbstordnenden Mechanismen beruht also, wie alle früher untersuchten, auf erbungleicher Mitose, sie ist echte Evolution und muß schon im Ei durch besondere Komplikationen vorbereitet sein.

Endlich hat sich auch die analytische Situation bezüglich der spezielleren Beschaffenheit der selbstordnenden Mechanismen bereits ein wenig geklärt. In allen der Analyse zugänglichen Fällen zeigte sich, daß die physiologischen Grundlagen eines bestimmten Vorganges auf einen engeren Kreis stammverwandter Zellen beschränkt sind. So besorgen die vier und acht ersten Ektodermzellen ihre aktive Umordnung ganz unter sich, die Ventralfamilie wird, so sehr sie in der normalen Entwickelung deskriptiv daran interessiert zu sein scheint, nicht bemüht und kann ohne Nachteil fehlen. Und andrerseits bedürfen die ventralen Blastomere vom rhombischen Vierzellenstadium an nicht mehr der Hilfe des Ektoderms. Die Geschichte der T-Riesen beweist also für die

jüngeren Stadien ein Verhältnis gegenseitiger Unabhängigkeit der beiden Hauptzellfamilien, das ich für ältere Keime schon früher (1896a p. 166) aus der zunehmenden rhythmischen Diskordanz zwischen Ventralgruppe und primärem Ektoderm erschlossen hätte.

D. **Wesen und Komplikationsstufe der Spezialordnungsvorgänge.**

Es gilt nunmehr, die speziellere Physiologie der Spezialordnung in möglichster Annäherung aufzudecken; wobei uns, wie immer, das Prinzip der Sparsamkeit als Führer und Werkzeug dienen soll. Und zwar fragen wir zu allererst, wie wir uns das Wesen des Vorganges an sich, ohne Bezugnahme auf sein typisches Gerichtetsein zu denken haben.

1.

Da die Ascaris-Blastomere selbständige, voneinander gesonderte Individuen, aus weichem, nacktem Plasma bestehend und ohne eigentliche Lokomotionsorgane sind, so ist bis zum Beweis des Gegenteils nicht nur erlaubt, sondern sogar geboten, ihre aktiven Ortsveränderungen als amöboide Kriechbewegungen aufzufassen.

Allerdings zeigen die selbstordnerisch tätigen Zellen keineswegs immer das Phänomen der „amöboiden Formveränderung"; vielmehr gleiten die meisten, besonders alle Wanderzellen der ektodermalen Epithelhaube, still dahin, ohne ihre regelmäßig polygonale Gestalt auch nur vorübergehend aufzugeben. Aber darin liegt für unsere Deutung natürlich kein Hindernis. Denn jedermann weiß, daß das Wesentliche der Amöbenbewegung nicht in dem Ausstrecken von Pseudopodien, sondern in dem Vorhandensein bestimmt gerichteter oberflächlicher Plasmaströmungen zu suchen ist, die den Amöbenleib auf seiner Unterlage verschieben. Danach hätte der Anspruch, daß wenigstens solche Strömungen an den in Dislokation begriffenen Ascariszellen nachgewiesen seien, größere Berechtigung. Diesen Nachweis bleibe ich leider schuldig. Bedenkt man aber, daß jeder aktive Dislokationsvorgang bei Ascaris trotz der Kürze des Weges stundenlang dauert und dementsprechend die Plasmaströmungen äußerst langsam verlaufen müssen, so wird man verzeihen, wenn ich den Versuch, das Fließen der Plasmamasse durch ununterbrochenes Fixieren eines bestimmten Dotterkörnchens festzustellen, zwar ein paar mal mutig unternommen, aber nie durchgeführt habe. Überdies könnten ja doch die lokomotorischen Strömungen ganz auf die helle, körnerfreie Außenschicht der Zellen beschränkt sein; und dann wäre jeder Versuch, sie unmittelbar nachzuweisen, ohnehin aussichtslos.

Da ich also die Strömung, die wir vermuten, nie gesehen habe, so steht mir auch kein Urteil zu, in welcher speziellen Weise die amöboide Bewegung der Ascariszellen vor sich geht. Hierüber gibt es zwei Theorien. Jennings hat kürzlich (1904 p. 129) überzeugend dargetan, daß dem Kriechen der echten Amöben eine „rotierende" Strömung zu Grunde liegt, bei welcher die Teilchen der Oberseite nach vorne fließen. Vielleicht stimmt die Lokomotion der Ascariszellen hiermit überein. Andererseits aber gilt die ältere, besonders von Bütschli (1892) und Rhumbler (1898) vertretene und durch höchst suggestive Experimente gestützte Theorie, wonach durch lokale Änderung der Oberflächen-

spannung ein allseitig rückwärts abfließender „Fontänenstrom" auftreten und die Amöbe über den Grund dahinschieben sollte, immerhin für Einzelfälle (Rhumbler 1905) und repräsentiert wohl auch für unsere gleitenden Ascariszellen eine Denkmöglichkeit.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit ein Mißverständnis, das ich zum Teil durch ungenügende Präzision des Ausdruckes selbst verschuldet habe, beseitigen, ehe es weitere Folgen nach sich zieht. In meiner früheren Ascarisarbeit (1896a) steht p. 159 der Satz: Oberflächenspannung könne nun und nimmer die „Ursache" der formbildenden Bewegungen, d. h. der Spezialordnung sein. Hiergegen erhoben Roux (1896 p. 440) und Driesch (1896 p. 77) den Einwand, daß die von mir beschriebenen Geschehnisse sehr wohl durch Oberflächenspannung, nämlich durch aktive, typisch lokalisierte Änderung derselben vollzogen werden könnten. Und wenn man meine Worte so versteht, als wollte ich die Oberflächenspannung aus der Kausalität jener Vorgänge überhaupt ausschließen, so haben die Forscher mit ihrem Einspruch recht. Aber das war meine Meinung nicht. Der angegriffene Satz bezog sich vielmehr lediglich auf die homogene, rein mechanisch wirkende Oberflächenspannung, die Spannung der Seifenblasen. Ich sollte denken, daß der ganze Inhalt des betreffenden Kapitels hierüber keinen Zweifel läßt: der Ausdruck wird darin in völlig gleichem Sinne wie „das Prinzip der kleinsten Flächen" angewandt. Außerdem übernahm ich ja einige Seiten später den Rouxschen Cytotropismus en bloc auf die Zellverschiebungen von Ascaris; Roux aber hatte die von ihm gefundenen cytotropischen Zellbewegungen als „amöboides Kriechen', aufgefaßt, eine Geschehensart, von deren kausalem Zusammenhange mit aktiven Spannungsänderungen ich damals — durch Bütschlis Schriften — längst überzeugt war, und die Roux selber (1894 p. 186) ausdrücklich in solcher Weise gedeutet hatte. Auch heute noch, da uns die Lokomotion der Amöben und vielleicht der Ascariszellen in neuem Lichte erscheint, glaube ich, daß die von Jennings nachgewiesenen Rotationsströme durch aktive Spannungsänderung an flüssigen inneren Oberflächen des plasmatischen Wabenwerkes vermittelt werden. Nur meine ich — und meinte ich damals —, daß man auf alle Fälle nicht die stets vorhandene Oberflächenspannung, sondern eben den aktiven, physiologisch-chemischen Vorgang, der an bestimmter Stelle die Spannung verändert, als „Ursache" der Dislokation bezeichnen sollte.

2.

Wir betrachten also die selbstordnende Dislokation der Ascariszellen als amöboides, durch Plasmaströmungen bewirktes Kriechen und untersuchen nun weiter, wie es geschehen kann, daß solche Ortsveränderungen in einer typischen Richtung und bis zu einem vorgeschriebenen Ziele vor sich gehen.

A priori könnten die Ursachen dieser besonderen Richtungsbestimmungen sowohl innerhalb als außerhalb der bewegten Zelle gelegen sein. Es ist erstens denkbar, daß das Plasma einer Zelle auf Grund fest lokalisierter, anisotroper Differenzierungen nach einer bestimmten Seite hin zu strömen beginnt, und daß die daraus folgende spontane Kriechbewegung nach einer gewissen Zeit, d. h. an einem typisch vorgesehenen Ziele, wiederum aus inneren Gründen ihr Ende findet. Andrerseits aber könnte die Kausalität des Vor-

ganges räumlich zerspalten sein. Im äußersten Falle besäße die Zelle selber durch ihre Organisation nur die Fähigkeit zum Kriechen schlechthin, gleichviel nach welcher Seite, verhielte sich also in Bezug auf ihre amöboide Beweglichkeit isotrop, wie eine wirkliche Amöbe; Richtung und Ziel aber würden von typisch gelagerten Punkten der Umgebung her bestimmt.

Es leuchtet ein, welche von diesen beiden extremen Möglichkeiten für die Gesamtökonomie des Ascariskeimes die günstigere ist. Während die Annahme einer ausschließlich inneren Kausalität eigens für die Regulation der Bewegungsrichtung und die Beendigung des Kriechens neue, ad hoc einzuführende Mechanismen erfordern würde, gestattet die zweite Vorstellung, bei welcher ein Teil der Kausalität nach außen verlegt ist, die ohnehin vorhandenen typischen Richtungen des Zellkomplexes zur Mitarbeit heranzuziehen. Der hierdurch erzielbare Gewinn ist sehr bedeutend. Wenn z. B. die amöboid bewegliche Zelle von einer anderen, ursprünglich entfernt gelegenen durch einen chemotaktischen Reiz geradlinig zu sich hingezogen würde, so könnten beide zusammenwirkenden Zellen in ihrer selbstordnenden Tätigkeit isotrop sein: die eine lieferte mit ihrer ganzen Oberfläche den attraktiven Reiz, die andere wäre befähigt, an allen Punkten ihrer Peripherie, wo immer der Reizstoff sie trifft, mit Einleitung der amöboiden Bewegung zu reagieren; Richtung und Ziel der Dislokation ergäben sich dann vollständig aus der Anfangslage der koordinierten Blastomere. — Natürlich liegen auch Zwischenstufen des Verhaltens im Bereiche der apriorischen Möglichkeit. Sowohl die wandernde Zelle, als die den Richtungsreiz liefernde, oder sogar alle beide könnten, statt isotrop zu sein, ihre spezifische Tätigkeit nur an bestimmten Stellen ihres Leibes entfalten; woraus dann, falls nicht etwa die Mittelpunkte der betreffenden Stellen in der zentralen Verbindungslinie der Zellen gelegen sind, eine gegenseitige Drehung resultieren würde. Aber selbst in solchen komplizierteren Fällen wäre der benötigte Mechanismus immer noch einfacher, als wenn die wandernde Zelle auf eigene Faust die amöboide Strömung ihres Plasma derartig lokalisieren und zeitlich begrenzen sollte, daß sie — obendrein unter einigermaßen variabeln Nachbarschafts- und Druckverhältnissen! — den richtigen Weg einschlägt und an der richtigen Stelle liegen bleibt.

Hiernach ergibt sich für unsere Analyse folgender modus procedendi. An erster Stelle probieren wir, ob die aktiven Selbstordnungsvorgänge nach der denkbar einfachsten Methode, nämlich durch isotrop-chemotaktische Wechselwirkung voneinander entfernter Blastomere, die sich bis zur Berührung nähern, erklärbar sind. Gelingt dies nicht, so wird der Versuch unter Verwendung anisotroper Reizmechanismen von steigender Komplikation, eventuell zwischen sich berührenden Zellen, wiederholt. Erst in letzter Linie hätte die enorm komplizierte Annahme einer ausschließlich internen Kausalität Anspruch auf Berücksichtigung.

3.

Als ich früher (1896a) auf Grundlage rein deskriptiver Erfahrungen den Versuch unternahm, die Physiologie der aktiven Zellenordnung von Ascaris aufzudecken, beschränkte ich die Analyse, außer der merkwürdigen Orientierung im Stadium IV, gänzlich auf die vielfachen Verschiebungen innerhalb des primären Ektoderms; die schrittweise Versenkung

des ventralen Zellenmaterials schien mir zu einer analytischen Inangriffnahme ihrem Wesen nach nicht klar genug; und daß das Phänomen des „Verharrens" in einer prinzipwidrigen Anfangsstellung aktiver Natur sein müsse, hatte ich damals überhaupt nicht erkannt. Ich glaubte nun, für sämtliche Umordnungen des primären Ektoderms, bei denen in der Tat allemal die räumliche Vereinigung ursprünglich getrennt gewesener Blastomere nachgewiesen werden konnte, mit der verhältnismäßig sparsamen Annahme isotrop-chemotaktischer Reizvorgänge auszukommen. Wenn z. B. im Stadium VIII (Fig. TTT, p. 190) ein isotropes Attraktionsverhältnis zwischen der vorderen rechten Ektodermzelle a und der um eine reichliche Zellenbreite von ihr entfernten Schwanzzelle C bestand, so mußten diese beiden Blastomere unter Trennung des zwischen ihnen liegenden Schwesternpaares b und β zusammentreten. Desgleichen genügte zur typischen Orientierung des achtzelligen Ektoderms (vgl. Fig. XXX, p. 201) eine isotrope Attraktion zwischen den Zellen αII und bI: indem diese beiden sich aktiv vereinigen, drängen sie die Schwesterzellen aI und aII um Zellenbreite auseinander. Und ebenso ließen spätere Dislokationen des Ektoderms, besonders auch diejenigen, die vom Stadium XLVIII an eine so wichtige Rolle in der Gesamtformbildung des Embryo spielen, eine entsprechende Beurteilung zu.

Allein schon damals empfand ich die Unmöglichkeit, die Orientierung des vierzelligen Stadiums — jenen „wunderbarsten Vorgang" aus der Ontogenese von Ascaris, wie ich sie nannte — ebenfalls rein auf isotrop-chemotaktische Mechanismen zurückzuführen. Zwar zeigte ich (1896a p. 163), daß die typische Verwandlung des vierzelligen T in eine Rhombenfigur zur Not als das Ergebnis einer gleichzeitigen Anziehung zwischen den Zellen P_2 und B und Abstoßung zwischen P_2 und A gedeutet werden könnte. Aber durch eine nicht allzu seltene rhythmische Variante wurde die Nutzlosigkeit dieses künstlichen Erklärungsversuches sogleich enthüllt. Da nämlich das untere Zellenpaar imstande ist, seine Schwenkung zu beginnen und bis zum typischen Ende durchzuführen, ehe die obere Furchungskugel ihre Scheidung in A und B vollzogen hat, so müßte offenbar die angenommene entgegengesetzt-chemotaktische Leistung dieser beiden Blastomere schon in der Mutterzelle AB durch eine polare Verteilung anziehender und abstoßender Tätigkeit vertreten sein; das heißt, die Zelle AB verhielte sich in ihrer chemotaktischen Betätigung anisotrop. Nun schien mir aber zu jener Zeit die Annahme unsichtbarer, fest geordneter Anisotropie im Plasma einer Ascariszelle mehr als gewagt. So griff ich zu der Verlegenheitshypothese, daß ja vielleicht die Spindel der Zelle AB, die schon eine Weile vor der Durchschnürung des Zellleibes ausgebildet und in die typische Medianrichtung eingestellt ist, die ungleichpolige Reizwirkung auf das ventrale Zellenpaar vollbringen könnte.

Seitdem hat sich viel geändert. Die Existenz plasmatischer Anisotropien für allerhand Zwecke der Formbildung wurde mit Sicherheit festgestellt. Auch lernten wir die Epithelbildung bereits als eine Art von Selbstgruppierung der Blastomere begreifen, die fraglos durch anisotrope Richtungsreize vollzogen wird. Dann aber gebietet uns die Ökonomie, aus der Schwenkfähigkeit des ventralen Paares bei ungeteilter oberer Furchungskugel den einfachen und natürlichen Schluß zu ziehen, daß eben die Zelle AB auf Grund einer fest geordneten Differenzierung ihres Plasmaleibes anisotrop chemotaktisch tätig ist. Zum Beispiel würde der typische Erfolg durch eine lokalisierte Anziehung von

derjenigen median, kaudal und etwas bauchwärts gelegenen Stelle aus, die später zur Kontaktfläche wird, gewährleistet sein (Fig. YYY 1). Bei der Teilung der oberen Furchungskugel aber ginge die Anisotropie auf die hintere Tochterzelle über (Fig. YYY 2) und diente daselbst in analoger Weise als Richtungsreiz.



Schema eines hypothetischen Mechanismus für die Umordnung der zweizelligen Ventralfamilie. Die Attraktionsstelle des Ektoderms ist schraffiert.

Wenn also dieser wichtigste Fall von aktiver Selbstordnung die Einführung anisotroper Mechanismen unentbehrlich macht, so bleibt doch die benötigte Komplikation insofern noch in mäßigen Grenzen, als von den zusammenwirkenden Zellen nur eine anisotrop beschaffen sein muß: die den Richtungsreiz liefernde. Die Zelle P_2 aber, die auf den Reiz mit amöboider Bewegung reagiert, könnte, ohne den typischen Endzweck zu gefährden, mit ihrer ganzen Oberfläche für den Reiz empfänglich und zu seiner Beantwortung befähigt sein.

4.

Das Vorkommen anisotroper Reizmechanismen ist jedoch keineswegs auf diesen einen, evidenten Fall beschränkt. Denn in der Ascarisontogenese spielt eine Form von aktiver Selbstordnung, an deren Existenz ich früher gar nicht glauben wollte, weil sie mir allzu kompliziert erschien, eine bedeutende Rolle: gegenseitige Lageveränderung sich berührender Zellen. Es gibt Nachbarzellen, die aktiv und ohne Mitwirkung fremder Elemente aneinander vorübergleiten, und Blastomere, die sich aktiv auf der Stelle drehen. Weder das eine noch das andere würde durch isotrop-chemotaktische Wechselwirkung der beteiligten Zellen erklärbar sein.

Einer der durchsichtigsten Fälle dieser Kategorie ist jenes hübsche, von Müller genau beschriebene Ereignis aus der späteren Entwickelung, wobei zwei parallele, von der Schwanzzelle abstammende Zellenreihen sich beinahe plötzlich zu einem einzigen, schnurgerad ausgerichteten Bande ineinanderschieben (p. 188). Es ist zunächst klar, daß diese Umordnung keinesfalls durch eine bloße isotrope Anziehung zwischen Angehörigen der beiden Reihen selber bewirkt werden kann; denn im Kontaktverhältnis stehen die Zellen ja ohnehin, und mehr als das ließe sich hierdurch nicht erreichen. Dennoch kämen wir mit isotropen Mechanismen aus, wenn wir annehmen dürften, daß diejenigen Zellen des primären Ektoderms, von denen die Doppelreihe beiderseits flankiert wird, an der Kausalität des Vorganges beteiligt wären: bestände zwischen jeder Einzelreihe und den um

Zellenbreite von ihr entfernten ektodermalen Nachbarzellen der anderen Seite isotrope Attraktion, so würde die eine Kolonne nach rechts, die andere nach links gezogen, und schließlich lägen sie beide unter gegenseitiger Durchdringung median. Aber daran ist gar nicht zu denken. Erstens würde auf solche Weise die höchst exakte Einreihigkeit, die wir beobachten, nicht erzielt, und zweitens verbietet die starke rhythmische Diskordanz, die auf dieser vorgeschrittenen Stufe zwischen der Ventralfamilie und dem primären Ektoderm bereits besteht, die Annahme irgend einer selbstordnerischen Wechselwirkung zwischen Angehörigen der beiden Verwandtschaftskreise. Offenbar besorgen die Zellen der kaudalen Doppelreihe ihre Umgruppierung ganz unter sich und ohne fremde Hilfe, indem die linken an den rechten aktiv vorübergleiten. Hierfür aber sind anisotrop-chemotaktische Mechanismen erforderlich.

Ganz ähnlich beurteile ich jetzt die Vorgänge der Zellversenkung, an denen die Geschichte der Ventralfamilie so reich ist. Hier handelt es sich natürlich nicht etwa um isotrope Anziehung der versinkenden Zelle durch eine andere, die in ihrer Bewegungsrichtung liegt; denn in der Mehrzahl der Fälle wird durch das Versinken überhaupt kein neues Kontaktverhältnis herbeigeführt. Auch ist die a priori erlaubte Hypothese, daß die aktive Einwanderung einer Zelle ins Innere der Furchungshöhle durch isotrop-chemotaktische Anziehung von seiten der Blastocölflüssigkeit vermittelt werde, nicht anwendbar. Denn zwischen dieser inneren Flüssigkeit und der äußeren, den Keim umspülenden, besteht, wie wir gesehen haben, kein Unterschied, und bei den Embryonen mit offener Furchungshöhle (Taf. V, Fig. 67) ist die Versenkung des Mesoderms ohne Schwierigkeit eingetreten. Folglich können die Reize, mit deren Hilfe eine Darm- oder Mesodermzelle den Weg nach einwärts findet, wohl nur von ihren Nachbarzellen geliefert sein: versinkende Blastomere gleiten ebenfalls aktiv an Zellen, die sie bereits berühren, vorbei und bedürfen deshalb anisotroper Reizmechanismen.

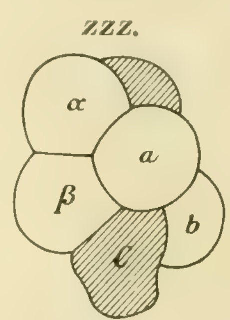
Ein wichtiges Objekt in unserer Erörterung ist auch die Zelle EMSt, das Mittelglied der vierzelligen T-Figur. Wir wissen, daß diese Zelle, obgleich sie ihren Ort im ganzen nicht verändert, an der vielberufenen Schwenkung vollen Anteil nimmt, unter anderem auch, wie der ganze T-Stamm, eine rechtwinklige Horizontalverdrehung erleidet. Auf Grund der normalen Verhältnisse könnte man wohl glauben, diese Drehung unserer Zelle geschehe passiv: sie würde von ihrer Schwester P_2, indem dieselbe nach ihrer seitlichen Exkursion in die Medianebene zurückstrebt, einfach mit herumgezogen. Aber die Geschichte der T-Riesen beweist das Gegenteil. In mehreren Fällen hat die Zelle EMSt ihre horizontale Drehung begonnen (Taf. III, Fig. 21; p. 115) oder sogar völlig durchgeführt, ohne daß P_2 überhaupt in die Lage gekommen wäre, ihr hierzu zu verhelfen. EMSt dreht sich also aktiv, wenn es auch zutreffen mag, daß die selbstordnende Tätigkeit unserer Zelle, besonders im letzten Teile des normalen Vorganges, durch den in gleichem Sinne wirkenden Zug ihrer Schwesterzelle P_2 befördert wird. Um aber sich aktiv gegen ihre Nachbarzellen drehen zu können, muß EMSt mit einem anisotropen Reizmechanismus ausgestattet sein.

Endlich läßt auch das Phänomen des aktiven Verharrens in einer bestimmten, dem Plateauschen Prinzip zuwiderlaufenden Gruppierung die Annahme isotroper Mechanismen nicht zu. Wir wissen, daß diejenigen Zellen der Ventralfamilie, die die Erscheinung zeigen,

nicht etwa durch Klebstoff oder sonstwie fest miteinander verbunden, sondern ebenso gleitfähig sind, wie andere Zellen. In der Tat verändern sie sowohl in der normalen Ontogenese als besonders bei T-Riesen vielfach ihre gegenseitige Anfangslage. Aber bei solchen Verschiebungen wird eben ein typisch vorgeschriebenes Stellungsverhältnis zwischen Kontaktfläche und innerem Gerichtetsein gewahrt; und es ist klar, daß isotrope Anziehung derartiges nicht bewirken könnte. Ja, noch mehr. Da die typische Lokalisation der Kontaktweise auf frühen Entwicklungsstufen der Ventralfamilie für alle ihre Zellen, also jedenfalls auch für die chemotaktisch zusammenwirkenden gilt, so liegen hier Fälle vor, in denen wir sogar die höhere Stufe von anisotropen Mechanismen zugestehen müssen: sowohl die reizliefernde, als die mit amöboider Bewegung reagierende Zelle sind hier in Bezug auf diese ihre Funktion von anisotroper Beschaffenheit.

Besonders verhängnisvoll aber für meine frühere Ansicht über das Häufigkeitsverhältnis isotrop- und anisotrop-chemotaktischer Wechselwirkung in der aktiven Selbstordnung von Ascaris ist dasjenige geworden, was sich aus der Geschichte der T-Riesen über den Orientierungsprozeß des vierzelligen Ektoderms (Fig. ZZZ) ergeben hat. Zunächst wurde die anscheinend natürlichste Annahme, daß das Rückwärtsgleiten der rechten Zellen, die Trennung von b und β, die schiefe Verdrehung der Paare einzig und allein durch isotrope Attraktion zwischen den entfernten Zellen a und C — unter Zuhilfenahme von etwas Massenkorrelation — verursacht werde, als falsch erkannt: das ektodermale Quartett besorgt die Sache aus eigenen Kräften. Aber in dieser Berichtigung liegt noch kein Zwang, den beteiligten Zellen anisotrope Mechanismen zuzuschreiben. Isotrope Anziehung zwischen den anfangs diagonal gelegenen, darauf zu breiter Berührung sich nähernden Ektodermzellen a und β könnte wohl unter den Bedingungen der typischen Ontogenesis dasselbe leisten; nur würde der Anteil der Massenkorrelation etwas reichlicher zu bemessen sein. — Sodann ergab sich, daß möglicherweise die Trennung des Schwesternpaares b und β überhaupt nicht rein passiv nach dem Prinzipe der kleinsten Flächen, sondern wenigstens zum Teil durch aktive Tätigkeit der Blastomere geschieht. Auch hierin läge kein Grund, über die Forderung isotroper Mechanismen hinauszugehen: der ganze Vorgang würde nur durch das Hinzutreten negativer, aber isotroper Chemotaxis zwischen b und β kompliziert.

ZZZ.



Normales Stadium VIII nach der Orientierung, vom Rücken.

Allein die Geschichte unserer T-Riesen lehrte noch mehr. Allem Anscheine nach ist auch die Drehungsrichtung des rechten Paares gegen das linke kein passives Ergebnis der Massenkorrelation, etwa indem die schwanzwärts hinausgerückte Zelle b nach dem Plateauschen Prinzip ventralwärts abschwenken und dadurch auch die andere rechte Zelle „links herum“ drehen müßte. Vielmehr wird diese Drehungsrichtung des Paares aktiv herbeigeführt, durch Vorgänge der Selbstordnung zwischen der Zelle a und ihren ektodermalen Nachbarinnen; das heißt, durch Selbstordnung sich berührender Blastomere. Dann muß der typisch gerichtete Drehungsvorgang durch anisotrope Mechanismen vermittelt sein. — Hiermit aber ist die relative Einfachheit, die der Selbstordnung wenigstens

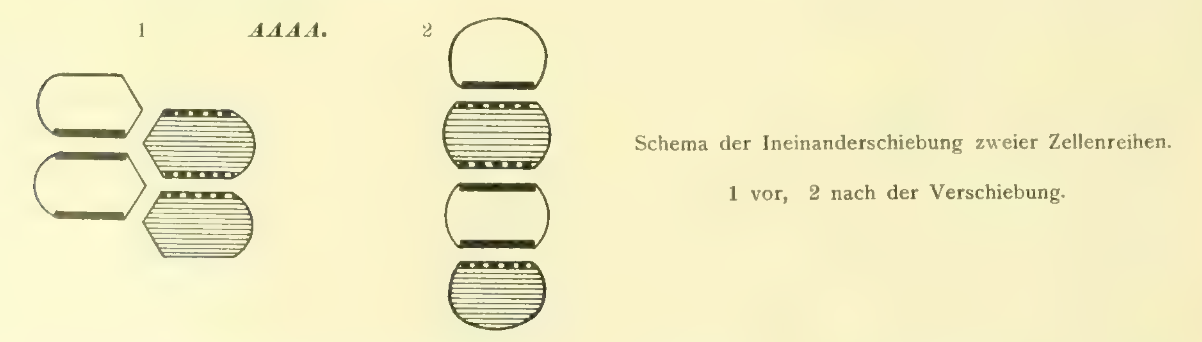
für den Bereich des primären Ektoderms noch zu verbleiben schien, gleich im ersten, analysierbaren Falle zerstört. Und so gewinnt der Gedanke Raum, daß auch auf späteren Stufen die Dislokationsvorgänge ektodermaler Zellen, die durchaus ähnlich verlaufen, einer experimentellen Analyse jedoch bisher nicht zugänglich gewesen sind, auf anisotroper Reiztätigkeit beruhen könnten.

Nach alledem ergibt eine Übersicht über die selbstordnenden Mechanismen des Ascariskeimes jetzt folgendes Bild. Isotrop-chemotaktische Wechselwirkung zwischen entfernten Zellen spielt — im Gegensatz zu meiner früheren, noch allzu einfachen Vorstellung — höchstens eine bescheidene, vielleicht gar keine Rolle. Für weitaus die meisten, sicher für alle genügend scharf analysierten Fälle sind anisotrop-chemotaktische Mechanismen, und zwar fast immer solche, die zwischen Nachbarzellen wirken, erforderlich. Eine Notwendigkeit, rein interne Mechanismen der Selbstordnung anzunehmen, ist, wie sich erwarten ließ, nirgends hervorgetreten.

Und jetzt betrachten wir den Versuch, in die speziellere Beschaffenheit der anisotrop-chemotaktischen Vorgänge und der von ihnen benötigten Strukturen einen Einblick zu gewinnen, als unsere nächste Aufgabe.

E. **Spezielles über die sebstordnenden Mechanismen.**

Es wurde vorhin (Fig. YYY p. 209) in rein schematischer Weise, nur um ein Muster für das Wesen anisotroper Reizvorgänge zu geben, die Möglichkeit angedeutet, daß die wandernde Zelle P_2 deshalb in ihre typische median-kaudale Situation gelangen könnte, weil sie nicht von der ganzen Zelle B, sondern eben nur von einem beschränkten, in Größe und Lage der späteren Kontaktfläche entsprechenden Areal derselben angezogen wird. Diese



Schema der Ineinanderschiebung zweier Zellenreihen.
1 vor, 2 nach der Verschiebung.

Vorstellung ließe sich a priori auf alle Fälle von spezialisierter Selbstordnung, auch solche mit beiderseitiger Anisotropie, übertragen: wenn allemal die beteiligten Blastomere mit denjenigen Stellen ihrer Leiber, die nach dem typischen Plane zu Berührungsflächen bestimmt sind, und nur mit diesen attraktiv aufeinander wirken, so ist das Zustandekommen der typischen Konfiguration natürlich garantiert. Denken wir zum Beispiel an die in Fig. AAAA schematisch dargestellte Ineinanderschiebung zweier Zellenreihen: hier brauchte nur zwischen den horizontalen, durch breite Striche hervorgehobenen Flächen der linken Kolonne (Fig. AAAA 1) und den punktierten Bezirken der rechten Attraktion zu

bestehen, so führte das Streben der beiderseitigen Areale nach vollständigem Kontakt zur Einreihigkeit.

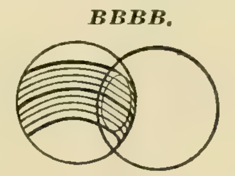
Das klingt für den einzelnen Fall vielleicht sparsam genug. Bedenken wir aber den nötig werdenden Gesamtaufwand, und setzen wir vor allem auch die Frage nach der ontogenetischen Herkunft derartig präformierter Kontaktstellen in die Berechnung ein, so verliert die Hypothese sehr an ökonomischem Werte. Es müßten da auf den verschiedenen Entwickelungsstufen eine Masse separater, ad hoc geschaffener Einzelmechanismen vorhanden sein. Und diese Mechanismen wären — mindestens soweit die betreffenden Ereignisse durch ihre Wiederkehr bei T-Riesen ihre genetische Unabhängigkeit von der Konfiguration des Keimes erwiesen haben —, schon im Ei auf irgend eine Weise gesondert vorbereitet. In allen Fällen aber wäre das richtige Auftreten der Attraktionsareale an den planmäßigen Stellen schwierig und kompliziert. — Versuchen wir darum, ob nicht auf anderem Wege eine gewisse Vereinheitlichung und Vereinfachung der selbstordnenden Mechanismen, womöglich unter Zuhilfenahme bereits nachgewiesener Strukturen sich erreichen läßt.

α. Selbstordnungsmechanismen der Ventralfamilie.

1.

Wir wählen die Vorgänge des aktiven Verharrens in median-bilateraler Gruppierung als zweckmäßigen Ausgangspunkt für unsere Analyse. Die Zellen, die hieran beteiligt sind, unterscheiden sich von allen übrigen dadurch, daß der chemotaktisch wirksame Bezirk ihrer Oberfläche nicht, wie bei jenen, die Form einer rund begrenzten „Kalotte" besitzen könnte, die nach Lage und Umfang der wirklich gebildeten Kontaktfläche unmittelbar entspricht. Vielmehr müßte das kontaktfähige Areal, da unsere Zellen in der Richtung der Medianebene aneinander zu gleiten vermögen, vor allen Dingen in dieser selben Richtung ausgedehnter, z. B. bandförmig sein. Aber das allein genügte noch nicht. Denken wir uns eine Zelle mit einer solchen attraktiv wirksamen Zone ausgestattet, die den Zellleib in der Richtung seiner primären Medianebene ganz umgreift, so könnte diese Zelle an einer andern, mit der sie auf Grund ihrer Attraktionszone zusammenhängt, sich gleitend oder rotierend dahinbewegen, ohne daß das geometrische — nämlich senkrechte — Verhältnis zwischen der

BBBB.

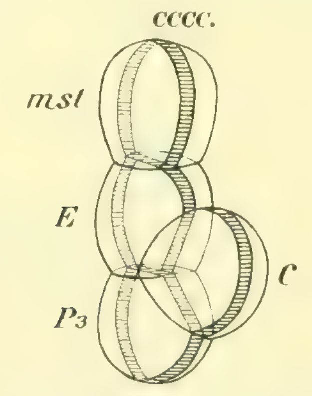


Schema zweier Zellen, von denen die eine durch ein medianes Attraktionsband von der Breite der Kontaktfläche an der anderen haftet.

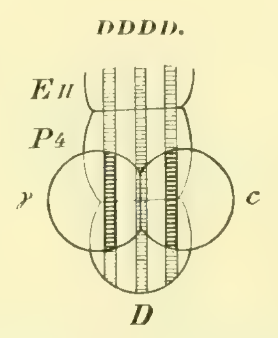
Kontaktfläche und der primären Medianebene unserer Zelle sich änderte (Fig. BBBB). Und wenn die zweite Zelle denselben Mechanismus besitzt, so gilt für sie das gleiche: die kreisförmige Kontaktfläche gehörte dann beiderseits einer Attraktionszone an und stände hüben wie drüben dauernd senkrecht zur primären Medianebene. Aber es ist klar, daß ein solcher Mechanismus die beiden Zellen nicht hindern würde, sich auf der gemeinsamen Berührungsfläche gegeneinander zu drehen: eine Koinzidenz beider Median-

ebenen würde durchaus nicht erreicht; und wo eine solche von Geburt an vorhanden ist, da müßte sie, sobald das Gleiten der Zellen beginnt, sogar verloren gehen. Das Phänomen des Verharrens besteht aber gerade darin, daß eine ganze Gruppe von Zellen die angeborene Gemeinsamkeit der primären Medianebene trotz aller typischen oder abnormen Verschiebungen bewahrt.

Es ist leicht zu sehen, auf welche Weise der besprochene Mechanismus, der zwar das Gleiten nur in bestimmter Richtung zuläßt, das gegenseitige Drehen der Zellen aber noch nicht verhindert, in einen wirklich funktionsfähigen verwandelt werden könnte. Solange die beiderseitigen Attraktionszonen von mindestens gleicher Breite sind wie die runde Kontaktfacette, ist die Drehfähigkeit der Zellen unbeschränkt. Aber sobald die nach Berührung strebenden Zonen um ein geringes schmäler sind, als die Kontaktfläche, reduziert sich der zu Gebote stehende Spielraum. Und denken wir uns gar die Zellen dieser Kategorie mit dünnen, primär-medianen Attraktionsstreifen ausgerüstet, die alle bestrebt sind, zu gegenseitiger Deckung zu gelangen, so könnte eine Gesellschaft solcher Zellen zwar immer noch leicht aneinander verschoben werden, aber sich kaum noch drehen



Schema eines möglichen Attraktionsmechanismus der vier ersten Ventralzellen. Schräg von der Seite gesehen. (Vgl. Taf I, Fig. 4).



Schema eines möglichen Attraktionsmechanismus am Kaudalende der achtzelligen Ventralfamilie. Vom Rücken gesehen. (Vgl. Taf. I, Fig. 6.)

und behielte so die gemeinsame Medianebene mit hinreichender Genauigkeit bei. Durch das Zugeständnis eines solchen Mechanismus wäre demnach das Verhalten der zwei und vier ersten Ventralzellen am normalen Keim, wie bei T-Riesen in der erreichbar sparsamsten Weise aufgeklärt (Fig. CCCC).

Allein schon die nächstfolgende Entwickelungsstufe der Ventralfamilie beansprucht mehr. Die Töchterpaare, die aus der Teilung der Zellen MSt und C hervorgehen, liegen bilateral, also beiderseits der Mittelebene, und sie behalten diese ihre Stellung unter normalen wie abnormen Verhältnissen mit demselben Grade von Zähigkeit bei, wie die andern ihre mediane. Es wird darum anzunehmen sein, daß auch diese seitlichen Zellen durch je ein streifenförmiges Attraktionsgebiet an ihre dauernd paramediane Gleitbahn gefesselt sind. Hieraus ergäbe sich für die bilateralen Zellen selber kein höheres Maß an Komplikation; wohl aber für die medianen, an denen sie gleiten. Die Zelle D z. B. müßte außer der medianen Attraktionszone, deren sie zur Sicherung ihres eigenen, genau medianen Verharrens bedarf, nach links und rechts, als Gleitbahn für

c und γ, je eine paramediane besitzen, erschiene also in ihrer chemotaktischen Tätigkeit sozusagen „gestreift“ (Fig. DDDD). Da nun das bilaterale Schwanzzellenpaar bei T-Riesen auch mit P^1 und selbst mit der hinteren Urdarmzelle EII in Berührung kommt, und da am Vorderende zwischen den Schwestern mst — $\mu\sigma\tau$ und dem medianen Entoderm analoge Mechanismen wirken müssen, so ergibt sich die Notwendigkeit paramedianer Streifung für die ganze achtzellige Ventralfamilie.

Nun wissen wir, daß die bilateralen Schwesternpaare c — γ und mst — $\mu\sigma\tau$ oft schon geboren sind, ehe P_3 und E, die Mittelglieder der vierzelligen Stufe, zur Teilung schreiten: demnach muß die seitliche Streifung, die das „Verharren“ der beiden jungen Schwesternpaare garantiert, schon an P_3 und E vor ihrer Klüftung vorhanden und funktionsfähig sein. Und wenn wir die Frage nach der Herkunft der paramedianen Zonen in c und γ mst und $\mu\sigma\tau$ erheben, so spricht die allergrößte Wahrscheinlichkeit dafür, daß diese Mechanismen nicht neu entstanden, sondern angeboren, daß sie als Erbteil von den respektiven Mutterzellen MSt und C direkt übernommen sind. Hiernach schreiben wir sämtlichen Gliedern der vierzelligen Ventralgruppe außer der medianen auch paramediane Zonen chemotaktischer Tätigkeit zu. Und da natürlich in der Ursprungsfrage für diese und die vorausgegangenen Stufen die gleiche Wahrscheinlichkeit, wie später für c und γ gilt, so erblicken wir jetzt in der dreifach-parallelen Streifung eine Eigenschaft der Ventralfamilie, die vom Ei aus datiert und schrittweis auf alle Stufen übertragen wird.

Sind aber die paramedianen Attraktionsmechanismen auf den ersten Stufen einmal da, so können sie auch funktionieren. Ohne Zweifel wird das rein mediane Verharren der ersten zwei und vier Ventralzellen, das wir mit Hilfe eines einzigen, schmalen, längs der Mittellinie verlaufenden Attraktionsbandes gerade noch begreiflich machen konnten, durch die Gegenwart und Mitarbeit seitlicher Streifen in der erwünschtesten Weise befördert und sichergestellt. Und wir ersetzen unsere frühere Hypothese jetzt, da es ohne besondere Kosten geschehen kann, sehr gern durch eine bessere. Wir denken uns, daß an der Oberfläche aller Ventralzellen paramediane Streifensysteme — auf die Dreizahl der Zonen kommt nichts mehr an — von chemotaktischer Tätigkeit bestehen; und daß alle diese Streifen bei gegenseitigem Kontakt der Zellen bestrebt und befähigt sind, sich durch feinste amöboide Verschiebungen gleichsinnig, d. h. durchweg parallel einzustellen. Damit ist das Phänomen des Verharrens für alle Stufen der Ventralfamilie, z. B. auch für die paramediane Reihenbildung der beiderseitigen Mesodermgruppen und für die Entstehung der kaudalen Doppelkolonne in einheitlicher Weise aufgeklärt.

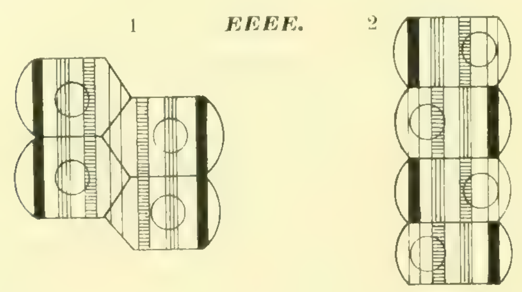
Aber der Vorteil unseres neu gewonnenen Standpunktes für die Gesamtökonomie des Ascariskeimes ist viel bedeutender. Anisotrop-chemotaktische Tätigkeit an der Oberfläche einer Zelle setzt anisotrope, fest geordnete Strukturen im Innern des Zellkörpers unbedingt voraus; und Zellen, deren selbstordnender Mechanismus „gestreift“ ist, müssen im Inneren — geschichtet sein. Hiernach besitzt die Ventralfamilie in allen ihren Gliedern eine plasmatische Schichtung parallel zur Mittelebene. Die Forderung einer solchen Schichtung ist aber nichts Neues: sie wurde bereits im Kapitel über die Teilungsrichtung aufgestellt und damals auf Grund einer zwingenden Beweisführung zugestanden. Nehmen wir jetzt an, diese selbe vorhandene innere Schichtung bedinge an der Oberfläche der Zellen streifenförmig-anisotrope Reiztätigkeit von der Art,

wie sie oben geschildert wurde, so ist durch eine einzige Hypothese das ganze diesmalige Bedürfnis an neuer Komplikation gedeckt; eine Ersparnis, die uns nicht zögern läßt, die Hypothese zu acceptieren.

2.

Gehen wir weiter auf dem einmal betretenen Wege, so erhalten wir Schritt für Schritt neue und wesentliche Vereinfachung. Es stellt sich heraus, daß sämtliche Vorgänge der Spezialordnung durch die Annahme „gestreifter" Attraktionsmechanismen, wenn nicht die einzig mögliche, so doch die beste Erklärung finden; und ferner, was für die Gesamtökonomie besonders schwer in die Wage fällt, daß die hierzu benötigten Plasmadifferenzierungen fast durchweg schon im Kapitel der Teilungsrichtung als vorhanden erwiesen worden sind.

Zunächst genügt die eben besprochene paramediane Schichtung der ganzen Ventralfamilie, sobald sie durch einen geringen Zusatz erweitert wird, auch zur Erklärung des Ineinanderschiebens der zwei kaudalen Zellenreihen. Nehmen wir an, die chemotaktische Streifung der fraglichen Blastomere, die das Verharren in zwei Kolonnen bewirkt, sei von links nach rechts keine gleichmäßige, sondern ändere sich von der Mittelebene aus nach den Seiten hin in irgend einer qualitativen oder nur graduellen Be-



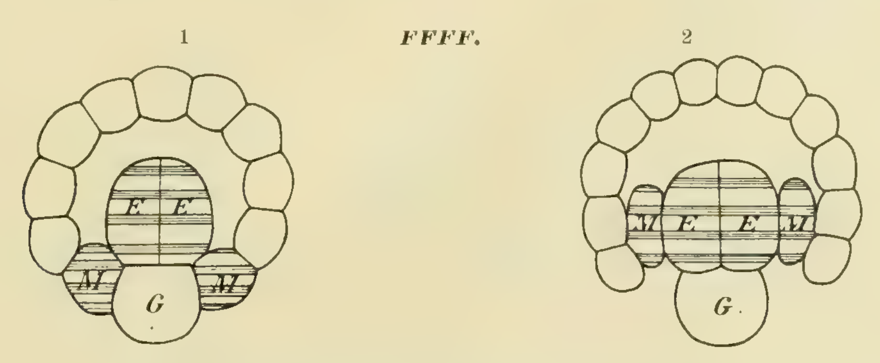
Schema eines möglichen Attraktionsmechanismus für die Ineinanderschiebung der kaudalen Doppelreihe. 1 vor, 2 nach der Verschiebung.

ziehung (Fig. EEEE 1); und zu der kritischen Zeit werde die Attraktionstätigkeit der Streifen plötzlich in solcher Weise umgestimmt, daß nicht mehr die gleichnamigen Felder von Zelle zu Zelle aufeinander wirkten, sondern die medialen nach Berührung mit den lateralen strebten und umgekehrt: so schöbe sich jede linke Zelle zwischen ihre beiden rechten Nachbarinnen hinein und es entstände zuverlässig die einfache, schnurgerad ausgerichtete Reihe. — Die Sparsamkeit dieser Hypothese tritt aber erst durch folgendes ins rechte Licht. Wenn für die Zellen der kaudalen Doppelreihe eine bestimmt gerichtete Differenzierung der Zonen, d. h. natürlich auch innerer Schichten gefordert wird, so bedeutet das für den Ascariskeim nicht etwa eine vollkommene Neuerung. Vielmehr wurde in den Kapiteln über die Dotterverschiebung und die inäquale Teilungsweise schon dargelegt, daß auch die „horizontale" Schichtung des Eies und vieler Blastomere keine homogene ist: die typisch gerichtete, primär vertikale Dislokation der Dotterkörnchen und Spindeln verlangte unbedingt das Vorhandensein irgend einer Differenzierung senkrecht zur horizontalen Schichtebene. Es gibt nun einen Umstand, der für unsere Kaudalzellen mit gleicher Schärfe dasselbe beweist. Während der Ineinanderschiebung der beiden Kolonnen begibt sich der Kern einer jeden Zelle in der Bewegungsrichtung nach vorn, überschreitet mit der vor-

dringenden Spitze die Mittellinie und bleibt, nachdem „ein Glied formiert" ist, am äußersten Seitenrande liegen (Fig. EEEE 2). Es ist ganz klar, daß diese innere Dislokation nicht durch mechanischen Druck oder durch Anziehung bewirkt sein kann. Also beweist die typisch gerichtete, entgegengesetzte Wanderung der Kerne innerhalb ihrer Zellen das Vorhandensein einer entsprechenden, links und rechts entgegengesetzten Differenzierung senkrecht zur Mittelebene; — d. h. gerade diejenige Komplikation, die wir für unsere Hypothese brauchen.

3.

Nunmehr durchschauen wir schon mit einem einzigen Blicke, daß eine ganze, umfangreiche Kategorie von Zelldislokationen auf eine ebenso einheitliche Art erklärbar sein müsse: die Vorgänge des Versinkens. Es handelt sich hierbei allemal um eine Verschiebung senkrecht zur Bauchfläche, das heißt, bei der üblichen Aufstellung des Embryo, im allgemeinen um eine Vertikalbewegung von unten nach oben. Dann wird wohl — so denken wir — eine „horizontal" gerichtete chemotaktische Streifung der beteiligten Blastomere, die auf horizontaler innerer Schichtung beruht und sämtlichen Zellen der Ventralfamilie eigen ist, die richtende Ursache dieser Dislokationen sein.

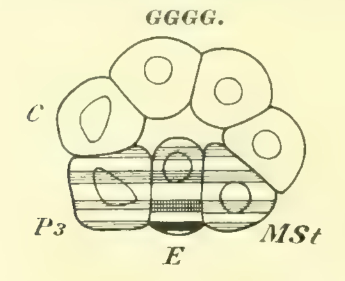


Schema eines Mechanismus zur Versenkung des primären Mesoderms. Querschnitte. 1 vor, 2 nach der Versenkung. E Entoderm, M Mesoderm, G Genitalanlage.

Fassen wir zum Beispiel die Versenkung der ersten Mesodermzellengruppe ins Auge (Fig. FFFF 1, 2), so liegt auf der Hand, daß eine in horizontalen Streifen wirkende Attraktion zwischen den Mesodermzellen und dem bereits vorher in die Tiefe gerückten Entoderm ein brauchbares Mittel wäre, um auch jene hereinzuziehen. Der gleiche Mechanismus beförderte dann von Stufe zu Stufe fast alles, was von Angehörigen der Ventralfamilie an der Oberfläche liegt, ins Innere der Furchungshöhle: die Anlagen des Schlundes, das sekundäre und tertiäre Mesoderm etc.

Nur für den allerersten Vorgang dieser Kategorie, die Versenkung der Darmzellen selber, reichte die hier angenommene homogene Schichtung nicht aus. Wenn das Entoderm einmal in der Tiefe liegt, so kann es wohl mit Hilfe einer gleichförmig horizontal-gestreiften Chemotaxis den nachfolgenden Gruppen den Weg weisen; aber was zeigt ihm selbst den Weg? Es ist offenbar unvermeidlich, anzunehmen, daß die horizontale Schichtfolge der Urdarmzellen in der Richtung des Versinkens, also von unten nach

oben, eine Differenzierung qualitativer oder sonstiger Art besitzt; nur so wird das typisch gerichtete Vorübergleiten der Blastomere an den vorn und hinten anschließenden Zellengruppen kausal verständlich; wie wir ja auch für das Ineinanderschieben der beiden hinteren Zellenreihen eine Differenzierung in der Bewegungsrichtung zu fordern gezwungen waren. Und gerade wie dort beseitigt auch in diesem Falle eine cytologische Tatsache unsere letzten Bedenken gegen die Annahme einer solchen Komplikation. Es ist schon lange bekannt (zur Strassen 1896a, p. 51), daß den Kernen der entodermalen Blastomere von der Urdarmzelle an (Fig. GGGG) eine auffallende Neigung innewohnt, während der Ruheperioden gegen die Furchungshöhle, also in vertikaler Richtung emporzusteigen. Auch diesmal beruht die Dislokation der Kerne bestimmt nicht auf mechanischen Druckverhältnissen oder gar auf Anziehung von seiten der Blastocölflüssigkeit; sie muß vielmehr durch eine vertikale plasmatische Differenzierung, wie wir sie gegenwärtig brauchen, verursacht sein.



Schema eines Mechanismus zur Versenkung des Entoderms.

Medianschnitt durch ein Stadium XVI.

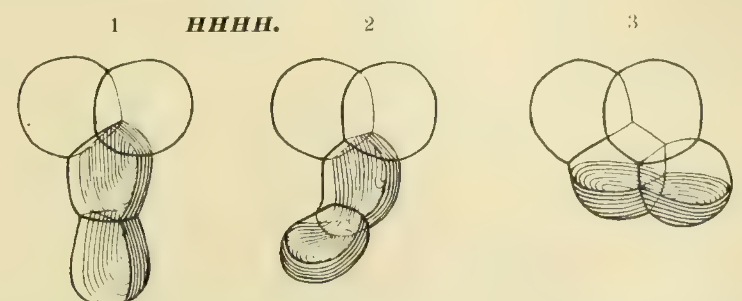
Ist nun die dorsiventrale Differenzierung des Schichtsystems für die Darmzellen zugestanden, so liegt keine nennenswerte Komplikationsvermehrung darin, wenn man diese Eigenschaft, die doch bereits im Plasma der unteren Eihälfte vorhanden sein mußte, auf sämtliche Glieder der Ventralfamilie überträgt. Hierdurch gewinnen die späteren Versenkungsvorgänge immerhin noch ganz erheblich an Sicherheit. Die Vorstellung, daß die ventralen Zellen sich darum successive und gruppenweise ins Innere des Blastocöls hinaufbegeben, weil eine allen gemeinsame, dorsiventral differenzierte Schichtstruktur nach vorgezeichnetem Programm erst hier, dann dort zu aktiver Reiztätigkeit übergeht, ist eben so ansprechend als einheitlich.

Jetzt aber bleibt noch zu erörtern, ob die geforderte Komplikation der Ventralfamilie als etwas völlig neues in den Bauplan des Ascariseies hineingetragen wird, oder vielleicht — wie vorhin die mediane Streifung und Schichtung der gleichen Familie — ganz oder zum Teil mit Bildungen übereinstimmt, deren Vorhandensein wir schon in früheren Kapiteln erwiesen haben. Wir trennen zu diesem Behufe die Annahme einer „horizontalen Schichtung schlechthin" von der ihrer dorsiventralen Differenzierung.

Offenbar muß das horizontale Schichtsystem der Ventralfamilie sich vor der vielgenannten, für alle Lagebeziehungen der Ventralfamilie so einschneidend wichtigen Schwenkung im Stadium IV in einer anderen, und zwar zunächst, der damaligen Stellung des T-Stammes entsprechend, aufrechten Situation befunden haben. Doch nahm das System zu jener Zeit nicht etwa eine transversale Stellung ein, wie sie durch einfach medianes Niederklappen der Horizontalschichtung sich ergeben würde; denn wir wissen ja, daß mit der Schwenkung zugleich eine Vierteldrehung in horizontaler Richtung verbunden ist: auch dieser Winkel muß bei der Bestimmung der ursprünglichen Lage unseres

Schichtsystemes verrechnet werden, und wir erkennen jetzt: die spätere Horizontalschichtung der ventralen Keimeshälfte liegt im T-förmigen Stadium IV, das heißt im Ei parallel zur (ektodermalen) Medianebene. Nun hatten wir freilich bisher keinen Grund, in der unteren Hälfte des Eies eine solche Schichtung anzunehmen. Wohl aber ist für die obere ein paramedianes Geschichtetsein, nämlich auf Grund gewisser Teilungsrichtungen, erschlossen worden, und die Übernahme dieser Struktur auf den ventralen Bereich macht offenbar sehr geringe ökonomische Schwierigkeit.

Während hiernach die „horizontale Schichtung schlechthin", die wir für alle Versenkungsvorgänge notwendig brauchen, in der Tat auf äußerst wohlfeile Weise zu beschaffen ist, bedeutet die Annahme einer dorsiventralen Differenzierung jenes Schichtsystems ein wirkliches novum für den Ascariskeim. Natürlich muß in den jüngsten Stadien, bevor die Strukturen der unteren Keimeshälfte durch Schwenkung und Drehung in ihre endgültige Stellung übergetreten sind, die spätere Dorsiventraldifferenzierung ebenfalls senkrecht zur — jetzt noch medianen — Schichtebene gelagert sein; das heißt, sie läuft quer zur Mittelebene von einer Seite zur anderen. Und bisher war von einer derartigen Asymmetrie der Ventralfamilie noch nie die Rede.



Schema der Orientierung im Stadium IV. Von links, doch etwas schräg von oben und hinten gesehen. Die Schwenkung des T-Stammes geht über die linke Flanke. Die ursprünglich rechte, später ventrale Hälfte des unteren Paares ist schraffiert.

Wir glauben natürlich trotzdem an das Vorhandensein der neuen Differenzierung und fragen, welche Richtung sie eigentlich im T-förmigen Vierzellenstadium innehält: geht sie von links nach rechts, oder umgekehrt? Man erkennt sogleich, daß die Antwort auf diese Frage von derjenigen Richtung abhängig ist, in der im Stadium IV die schraubenförmige Gesamtbewegung vollzogen wird. Hat das schwenkende untere Zellenpaar sich nach der linken Flanke der T-Ebene emporgebogen und hierauf „links herum" gedreht (Fig. HHHH 1—3), so gelangt die ursprünglich linke Seitenfläche des Paares auf die Oberseite; das heißt, was an der Ventralfamilie späterhin oben und unten ist, lag vor der Schwenkung links und rechts. Bei der entgegengesetzten Schwenkungsart aber ist es natürlich die rechte Seite, die sich dorsalwärts hinaufschraubt; dann wird die ursprüngliche Richtung von rechts nach links im rhombischen Stadium IV zur Dorsiventralrichtung der Ventralfamilie. Unter allen Umständen muß also die präformierte spätere Dorsalseite des unteren Zellenpaares vor der Schwenkung an derjenigen Flanke der T-Figur gelegen sein, nach welcher die erste Emporkrümmung des T-Stammes vor sich geht. Nun gilt für die Auswahl der linken oder der rechten Krümmungsrichtung, wie wir

wissen, durchaus kein Gesetz: die Schwenkung vollzieht sich ebenso oft über die eine Flanke als über die andere. So kommen wir zu dem etwas befremdlichen Ergebnisse, daß die spätere, für die Versenkungsvorgänge so wichtige Dorsiventraldifferenzierung der unteren Zellfamilie in den jüngsten Stadien beliebig von links nach rechts oder umgekehrt gelagert ist. Hieran werden jedoch sehr bald weitere Betrachtungen, die das befremdliche verschwinden lassen, zu knüpfen sein.

β. Selbstordnungsmechanismus des Stadiums IV.

1.

Nachdem uns gelungen ist, beinahe alles, was von Vorgängen der Selbstordnung innerhalb der Ventralfamilie geschieht: das median-bilaterale Verharren, die Zusammenschiebung der kaudalen Doppelreihe, die vielfachen Versenkungen, auf nur zwei gegeneinander gekreuzte, anomogene Schichtsysteme zurückzuführen, wenden wir uns zur Inangriffnahme des interessantesten Problems. Es gilt den besten und sparsamsten Mechanismus aufzufinden, der die im Stadium IV geschehende Umwälzung aller Lagebeziehungen zwischen der Ventralgruppe und dem primären Ektoderm bewirken könnte.

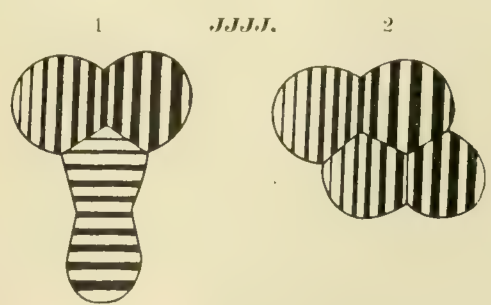
Wenn man den Zustand des fertig zum Rhombus orientierten vierzelligen Keimes, wie er uns durch die Analyse der Teilungsrichtungen klar geworden ist, mit den Situationsverhältnissen vor der Umordnung vergleicht, so findet man zweierlei geändert. Erstens ist der T-Stamm aus seiner senkrecht herabhängenden Anfangslage in eine horizontale und zwar kaudalwärts gerichtete übergegangen, bekanntermaßen durch eine schwenkende Bewegung um den Mittelpunkt der Zelle EMSt; zweitens aber hat das untere Zellenpaar eine Rotation um seine Längsachse ausgeführt, dergestalt, daß seine früher kaudale Fläche jetzt nicht oben, wie es bei einfach pendelnder Bewegung hätte geschehen müssen, sondern genau an der Flanke des Rhombus gelegen ist. In Wirklichkeit freilich geschehen diese beiden, nach Abschluß des ganzen Vorganges diagnostizierbaren Stellungsänderungen weder stets in der genannten Reihenfolge, noch überhaupt getrennt; ja, eine „Rotation um die Achse" braucht nicht einmal als ein besonderes, reales Geschehnis vorhanden zu sein. Wir wissen vielmehr, daß die typische Vertauschung der Rücken- und Seitenfläche sich ohne jede Achsendrehung als notwendige Folge der besonderen Schwenkungsart ergeben kann; und zwar wie folgt. Der T-Stamm schwingt auf Grund einer — später zu analysierenden — Formveränderung der Mittelzelle zunächst seitwärts aus der T-Ebene hinaus und nimmt erst nachdem eine bestimmte, variable Höhe erreicht worden war, die Richtung auf sein Endziel in der Medianebene. Wenn nun die Höhe der seitlichen Exkursion volle 90° beträgt, so wird der zweite Teil des Gesamtvorganges zu einer reinen Horizontalbewegung, und hierbei gerät die frühere Kaudalfläche ganz von selbst auf die Flanke. Allein dieser besondere Fall, den wir in früheren Kapiteln der Einfachheit wegen als typisch behandelt haben, ist keineswegs der einzig mögliche: sehr häufig kehrt das schwenkende Zellenpaar schon auf halber Höhe oder noch früher in die Medianebene zurück. Und es ist klar, daß in allen solchen Fällen, um den vorgeschriebenen Endzustand herbeizuführen, eine wirkliche Rotation um die Längsachse des Paares benötigt wird. Je gestreckter die Bahn, desto stärker wird die wälzende

Bewegung sich ausprägen müssen; und wo etwa ausnahmeweise die ganze Dislokation rein innerhalb der Mittelebene von statten gehen sollte, da würde eine echte Rollbewegung um die Achse des Paares im vollen Betrage von 90° notwendig sein. Hebt man den zwanglos herabhängenden Arm bis zur Schulterhöhe nach vorn und führt ihn darauf horizontal zur Seite, so liegt der Daumen oben; wenn man aber den Arm sogleich seitwärts in die Höhe schwingt, so bedarf es, um den Daumen heraufzubringen, einer besonderen rechtwinkligen Supinationsbewegung.

2.

Die Auflösung des Gesamtvorganges in ein „Pendeln" von unten nach oben um EMSt als Drehpunkt und in ein „Rollen" um die Längsachse des Paares ist also in deskriptivem Zusammenhange durchaus schematisch. Dennoch empfiehlt es sich, für analytische Zwecke an dieser Scheidung festzuhalten. Wir fragen also zunächst nach einem Mechanismus, der den T-Stamm in die Horizontalstellung überführen könnte, dabei jedoch in seinen strukturellen Voraussetzungen über das bereits zugestandene Maß von Komplikation so wenig als möglich hinausgeht. Diese Aufgabe ist nicht schwer. Es hat sich in den Kapiteln über die Spindelstellung und über die Inäqualität der Mitosen (p. 161) unter anderem gezeigt, daß die zwei Zellen des T-Stammes vom Ei her eine „horizontale" Schichtung besitzen, die nicht homogen, sondern in der Richtung der Vertikalachse differenziert ist; ferner, daß das obere, ektodermale Zellenpaar ein inneres Schichtsystem parallel zur Transversalebene enthält. Nehmen wir jetzt an, im kritischen Moment

JJJJ.



Schema eines Mechanismus zur kaudalwärts gerichteten Drehung des T-Stammes im Stadium IV, von links.

entwickle das eine wie das andere Schichtsystem an den Zelloberflächen anisotrop-chemotaktische Tätigkeit, und zwar in solcher Weise, daß die unteren horizontalen und die oberen transversalen Streifen nach möglichst ausgedehntem Kontakt und gegenseitiger Deckung streben, so müßten die beiden Paare sich drehend aneinander verschieben, bis ihre Längsachsen parallel gerichtet sind. Allein unser Mechanismus wäre damit noch keineswegs komplet. Er würde zwar bewirken, daß aus dem T ein Rhombus hervorgehen muß, aber die Richtung, in der der T-Stamm zur Horizontalstellung emporpendelt, ließe er frei. Nun geht jedoch der Weg des schwenkenden Paares allemal gegen das Hinterende. Also muß noch eine weitere Komplikation vorhanden sein, die das Innehalten der vorgeschriebenen Drehungsrichtung ermöglicht und garantiert. Aber auch dieses Bedürfnis läßt sich zum Teil mit schon vorhandenen Mitteln bestreiten. Wir wissen, daß die Schichtung des ventralen Paares keine homogene ist, sondern von oben nach unten auf irgend eine Art sich ändert; dann kann natürlich auch die chemotaktische Tätigkeit seiner Oberfläche

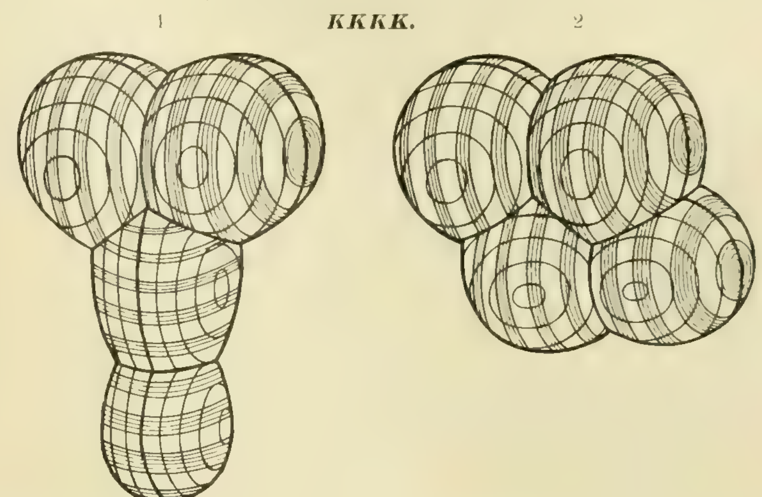
eine von oben nach unten differenzierte sein. Erteilen wir jetzt dem oberen Zellenpaare die gleiche Komplikation: nehmen wir an, die transversale Schichtung des Ektoderms sei von vorn nach hinten differenziert, und seine kaudalsten Schichten strebten nach Vereinigung mit den untersten des ventralen Paares (Fig. JJJJ 1 und 2), so reichte der Mechanismus für die ihm vorläufig gestellte Aufgabe aus. Und die Annahme einer rostrokaudalen Differenzierung für die obere, transversal geschichtete Keimeshälfte wäre dabei die einzige Komplikation, die wir neu einzuführen hätten.

Und nun zum zweiten Teile des Gesamtvorganges, der Rotation. Wenn das rechtwinklige Gedrehtsein um die gemeinsame Längsachse, die das ventrale Paar nach Abschluß der Orientierung erkennen läßt, immer und vollständig auf dem Umwege über eine Flankenschwenkung zustande käme, dann enthielte die Erscheinung gar kein neues Problem. Der Mechanismus, der nach unserer Annahme den T-Stamm in seine endgültige, horizontalmediane Stellung bringt, würde offenbar befähigt sein, seine Tätigkeit auch dann zu entfalten und sein Ziel zu erreichen, wenn die Ausgangskonfiguration eine andere als die T-förmige ist. Er würde das ventrale Zellenpaar, nachdem es sich seitwärts um 90° emporgebogen hat, in horizontaler Richtung in die Medianebene führen, und brächte dabei ganz unvermeidlich die frühere Hinterfläche des Paares in die Seitenlage. Aber diese Voraussetzung trifft eben nicht zu: es gibt, wie wir vorhin sahen, eine wirkliche, selbständige Rotation der unteren Zellen. Und da der von uns angenommene Mechanismus eine solche Drehung zwar in jedem beliebigen Maße zulassen, sie aber gerade darum nicht selber bewirken und auf einen typischen Winkelwert beschränken könnte, so müssen in der Kausalität des Vorganges noch weitere Komplikationen enthalten sein.

Aber die Beschaffung eines Mechanismus, der alles noch fehlende zu vollbringen geeignet wäre, fällt überaus leicht. Wir haben früher erfahren, daß die ganze Ventralfamilie mit einer der späteren Medianebene parallelen, chemotaktisch wirksamen Schichtung ausgestattet ist, mit deren Hilfe die Blastomere in ihrer median-bilateralen Gruppierung aktiv „verharren". Und es war sicher, daß diese vom Ei her ererbte paramediane Struktur sich vor der Orientierung des Vierzellenstadiums in transversaler Stellung befunden haben mußte. Hiernach bedeutet die Annahme, das gleiche Schichtsystem entfalte bereits am Stamm der vierzelligen T-Figur seine chemotaktische Tätigkeit in Gestalt transversal gerichteter Attraktionsstreifen, kaum irgend eine Vermehrung an Komplikation. Fast ebenso wohlfeil stellt sich die Beschaffung eines hierzu koordinierten Apparates für die obere Keimeshälfte. Wir nehmen an, daß das primäre Ektoderm auf Grund einer inneren paramedianen Schichtung — deren wirkliches Vorhandensein früher bewiesen wurde — paramediane Attraktionsstreifen trägt, und daß im kritischen Moment die transversalen Zonen des unteren und die paramedianen des oberen Zellenpaares sich gegeneinander auszurichten streben. Ein solcher Mechanismus böte für das Zustandekommen der typischen, rechtwinklig um die Achse gedrehten Endlage des Zellenpaares jede Garantie, gleichviel von welcher Anfangsstellung aus und wann er operieren müßte. Hat der T-Stamm sich seitwärts bis in sein endgültiges Niveau heraufgebogen, so daß ein eigentlicher Rotationsvorgang überflüssig wird, so unterstützt und präzisiert unser neues Attraktionsverhältnis die horizontale

Rückdrehung in die Medianebene. Bei geringerer Höhe des seitlichen Umweges aber, oder wenn derselbe ganz hinwegfallen sollte, erzwingt der Mechanismus eine wirkliche, je nach Bedarf mehr oder minder ausgeprägte Rotation.

Denken wir uns jetzt den vierzelligen Keim mit beiden Mechanismen ausgestattet (Fig. KKKK). Obere und untere Hälfte enthalten je zwei gekreuzte chemotaktisch wirksame



Schema eines doppelten Attraktionsmechanismus zur vollständigen Orientierung des Stadiums IV. Schräg von links.

Schichtsysteme, die einander paarweis koordiniert sind: ein transversales System des unteren Paares strebt nach Kontakt mit einem paramedianen des oberen, und gleichzeitig suchen transversale, von vorn nach hinten differenzierte Attraktionsstreifen des T-Balkens sich mit entsprechend differenzierten Horizontalstreifen des Stammes auszugleichen. Ein so beschaffener Keim würde zunächst zur Ausführung des normalen Umordnungsvorganges mit seinen mancherlei Varianten vorzüglich befähigt sein. Wir verstünden vollkommen, warum das typische Endresultat unter dem Eingreifen eines quantitativ so schwankenden Faktors, wie die bald rechtwinklige, bald kaum angedeutete Seitwärtskrümmung der Mittelzelle es ist, nicht leidet, sondern auf beinahe beliebigem Wege zielsicher zu stande kommt. Ebenso erscheint die Tatsache, daß es für Eintritt und Ablauf der typischen Gesamtbewegung keinen Unterschied macht, wenn die obere Furchungskugel AB im kritischen Moment noch ungeteilt geblieben ist, durchaus natürlich: die beiden Schichtsysteme, mit denen das Ektoderm operiert, müssen ja schon in der unversehrten oberen Furchungszelle vorhanden und typisch gerichtet sein, und nichts ist zwangloser als die Annahme, daß ihre chemotaktische Leistung schon dort beginnt. Vor allem aber rückt auch das Verhalten mancher vierzelligen Riesen, denen es gelingt, wenigstens einen Teil ihres Pensums durchzuführen, mehr und mehr in das Licht physiologischer Begreiflichkeit. Nach der ganzen Anlage unseres Mechanismus ist offenbar von den Zellen des T-Stammes EMSt diejenige, bei der die chemotaktisch selbstordnende Wechselwirkung mit dem Ektoderm am frühesten in Aktion tritt: um ihre beiden Schichtsysteme mit den koordinierten des benachbarten T-Balkens auszugleichen, dreht sich die Zelle und bewegt hierbei ihre untere Schwester mit, bis auch diese genügend nahe herangekommen ist, um ihrerseits in das Spiel einzugreifen. Und es ist sehr wohl möglich, daß EMSt, wenn ihre Schwesterzelle nicht vorhanden wäre, ihre eigene typische Neueinstellung in beiderlei Sinne ebenso gut besorgen könnte, als in

den Verhältnissen der normalen Entwickelung. Unter solchen Umständen begreifen wir, daß das ventrale Zellenpaar die vorgeschriebene Rotation seines ursprünglich transversalen Schichtsystems in die Medianrichtung bei T-Riesen, wo auf die aktive Mitwirkung der Zelle P_2 nicht zu rechnen ist, ganz oder teilweise vollziehen kann, nämlich durch die alleinige Tätigkeit der Zelle EMSt. Ja selbst das eigentümliche Schicksal derjenigen Riesen, bei denen — wie bei dem Musterexemplar des zweiten Typus — die Mittelzelle auf eigene Faust ihre vertikale Vierteldrehung zur Ausführung bringt, wird uns verständlicher. Durch die Seitwärtskrümmung kommt das ursprünglich horizontale Attraktionssystem von EMSt der angestrebten Stellung näher, die Drehungstendenz der Zelle wächst und schließlich schnappt sie in der Krümmungsebene um, wie ein Sperrgelenk, den Widerstand der von der Schale zurückgehaltenen Zelle P_2 überwindend. Daß bei dieser programmwidrigen Verschiebung zwischen den Zellen EMSt und P_2 deren typisches „median-bilaterales" Lageverhältnis nicht verloren geht, indem etwa die obere Zelle auch noch den „horizontalen" Bestandteil der für sie vorgeschriebenen Gesamtdislokation eigenmächtig vollendete, ist ebenfalls begreiflich, da der bekannte Mechanismus des Verharrens einer horizontalen Achsendrehung der oberen Zelle gegen die untere größeren Widerstand entgegensetzen kann, als einer vertikalen Gleitbewegung.

Indessen soll eine vollständige Theorie der ganzen, komplizierten Umordnung im Stadium IV erst dann gegeben werden, wenn auch das letzte daran beteiligte Element, die aktive Formveränderung von Zellen, analytisch verarbeitet worden ist.

γ Selbstordnungsmechanismus des vierzelligen Ektoderms.

Wir haben jetzt, als letzte Aufgabe des Kapitels, einen Mechanismus aufzusuchen, der auf möglichst ökonomische Art die Umgruppierung der vier ersten Ektodermzellen bewirken könnte, — das einzige Geschehnis aus der an spezialisierten Selbstordnungsvorgängen so reichen Geschichte des primären Ektoderms, das einer experimentellen Prüfung bisher zugänglich war. Es zeigt sich wiederum, daß die Zugeständnisse an neuer Komplikation, zu denen wir gezwungen werden, überraschend geringe sind.

Die aktive Selbstordnung des ektodermalen Quartetts erstreckt sich, wie wir inzwischen (p. 211) erfahren haben, nicht lediglich auf das Rückwärtsgleiten der beiden rechtsgelegenen Blastomere a und b; sondern wohl auch die Trennung des kaudalen Schwesternpaares b-**β**, vor allem aber die typisch gerichtete und bemessene Drehung des rechten Paares gegen das linke geschehen aktiv. Und die Erkenntnis dieser letzteren Tatsache war es, die uns zur Forderung anisotroper Mechanismen für den Gesamtvorgang gezwungen hatte. Da nun offenbar sehr wahrscheinlich ist, daß der als aktiv erkannte hochkomplizierte Drehungsvorgang die ihm vorausgehenden minder anspruchsvollen Teilgeschehnisse, besonders das einseitig Rückwärtsgleiten, in sich aufnehmen, d. h. durch seinen eigenen Mechanismus zugleich mit besorgen werde, so beginnen wir die Untersuchung sogleich mit der Frage nach einem Mechanismus, der das rechte Ektodermzellenpaar „links herum" gegen das andere dreht, bis die bekannte, halbtetraëdrische, windschiefe Konfiguration der Gruppe entstanden ist.

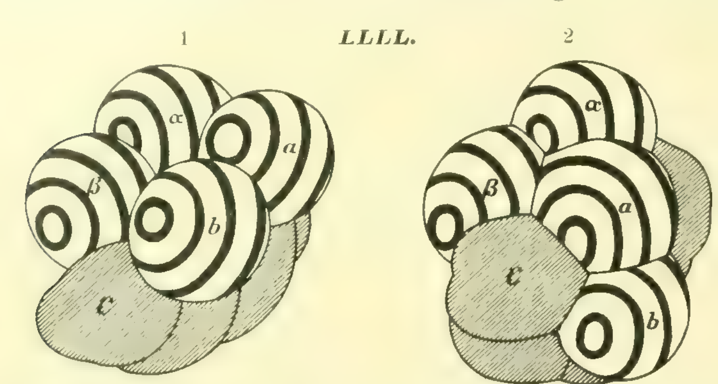
Nachdem in allen bisher analysierten Fällen von Selbstordnung die Annahme chemotaktisch koordinierter Zonensysteme, die durch den aktiven Prozeß zu gegenseitiger Deckung gebracht oder in solcher erhalten werden, die besten Dienste geleistet hat, versteht es sich fast von selbst, daß wir auch diesmal zunächst eine gleichartige Hypothese versuchen müssen. Wir nehmen an, das linke wie das rechte Zellenpaar besitze je ein chemotaktisch wirksames Schichtsystem; die Zonen der einen Seite divergieren in der quadratisch-horizontalen Anfangsstellung mit denen der andern, aber beide streben sich gegeneinander auszurichten, d. h. sie drehen die Zellenpaare; und bei der typischen Endkonfiguration der ganzen Gruppe sei die Deckung der beiderseitigen Schichten eben erreicht. — In dieser Hypothese kommt auf die wirkliche Lage der Schichten, ihr geometrisches Verhältnis zu den Hauptebenen des Embryo zunächst nichts an; wir hätten die Wahl, sie uns beliebig schief oder gerade das tetraëdrisch gewordene Ektoderm durchschneidend vorzustellen. Nur das eine ist offenbar gewiß: daß in der quadratischen Anfangsstellung zwischen dem Schichtsystem des linken und dem des rechten Paares der gleiche spitze Winkel bestehen müßte, über den der Drehungsvorgang der Paare sich bewegt, d. h. der Winkel, um den das linke und rechte Zellenpaar in der typischen Endkonfiguration divergieren.

Diese letztere Notwendigkeit ruft uns ein früheres Ergebnis in die Erinnerung. Um die schiefe Spindelstellung der beiden hinteren Ektodermzellen b und β unter typischen wie abnormen Verhältnissen zu erklären, nahmen wir an (p. 142), daß in jeder von beiden Zellen eine schiefe, zur primären Medianfläche aber senkrechte Ebene strukturell hervorgehoben sei. Und zwar mußten die Richtungen der beiderseitigen Strukturebenen, da ja die Spindeln am typisch entwickelten Embryo gleichgerichtet sind, normalerweise — trotz der Asymmetrie des linken und rechten Zellenpaares — zusammenfallen. Hieraus aber folgte zugleich, daß vor der Umordnung des vierzelligen Ektoderms die schiefen Strukturebenen von b und β um denselben spitzen Winkel divergierten, der nach Ablauf der Orientierung zwischen dem linken und dem rechten Zellenpaare besteht. — Nun hat sich mittlerweile herausgestellt, daß die im Plasma differenzierten „Ebenen", die wir im Kapitel der Teilungsrichtungen für viele Zellen gefordert hatten, durchweg in Wahrheit „Schichtsysteme" sind, und es liegt aus Gründen der Gleichartigkeit überaus nahe, auch mit den schiefen Strukturebenen von b und β eine solche Umdeutung vorzunehmen. So erhalten wir für beide hinteren Zellen des Ektoderms je ein schräges, zur Medianebene senkrechtes Schichtsystem, das in der quadratisch-horizontalen Anfangsstellung mit dem der Gegenseite sich unter spitzem Winkel kreuzt, nach vollzogener Umordnung aber gleichgerichtet von einer Flanke zur andern übergeht. Allein wir glauben nach neueren Ergebnissen nicht mehr, daß eine solche Schichtung, die ja im Plasmaleib des Keimes schon lange vor der räumlichen Isolation der betreffenden Zelle bestanden haben muß, genau und ausschließlich auf den Bereich jener Zelle beschränkt sein könnte; sondern die schrägen Schichtsysteme, die den Spindeln von b und β ihre Richtung geben, werden wohl auch in den zwei vorderen Ektodermzellen vorhanden sein (Fig. LLLL 1).

Man sieht, die Lage ist für die wohlfeile Beschaffung der von uns benötigten Strukturen wieder einmal eine äußerst günstige. Wir brauchen Schichtsysteme im linken und rechten Ektodermzellenpaar, die in der horizontal-quadratischen Anfangsstellung derartig

divergieren, daß durch die typische Drehbewegung der beiden Paare ihr Zusammenfallen gerade erreicht wird. Solche Schichtsysteme sind bereits da. Was wir hinzufügen müßten, ist lediglich die Annahme, daß jene vorhandenen schrägen Schichtungen, die uns durch die Spindelstellung von b und β zuerst verraten wurden, chemotaktisch wirksam sind und daß sie von Zellenpaar zu Zellenpaar sich auszugleichen streben. Natürlich machen wir diese fast unverhofft ökonomische Hypothese sofort zur unsrigen.

Die naheliegende Identifizierung der aus der Teilungsrichtung von b und β erschlossenen und der für die Selbstordnung des vierzelligen Ektoderms gebrauchten Schicht-



Schema eines Mechanismus zur Orientierung der vier ersten Ektodermzellen. Schräg von hinten oben und rechts gesehen.

systeme ist um so sympathischer, als hierdurch endlich die Tatsache begreifbar wird, daß die Spindeln von b und β im typischen Teilungsplane so sorgsam den gleichen Grad von Schiefstellung erhalten haben, — eine Erscheinung, deren Auffälligkeit ihrem wirklich morphogenetischen Werte sonderbar widerspricht. Denn das unmittelbare Ergebnis dieser scharf bestimmten Teilungsart: die Parallelstellung des neugeborenen linken und rechten Tochterzellenpaares, spielt in der Formbildung, wie wir wissen, keineswegs eine bedeutende Rolle; sie wird vielmehr baldigst durch asymmetrische Gleitbewegungen wieder zerstört. Und es befremdete uns, ein Ziel, das der Organismus selber mit solcher Gleichgültigkeit behandelt, zuvor durch eigene Maßnahmen herbeigeführt zu sehen. Jetzt aber gewinnt der Zusammenhang ein anderes und minder seltsames Gesicht. Daß die beiderseitigen Schichtsysteme durch den Vorgang der Orientierung gegeneinander ausgerichtet werden, bis eine einzige von links nach rechts durchgehende Parallelschichtung zu stande kommt, geschieht gar nicht den Spindeln von b und β zuliebe: deren parallele Stellung ist in der Tat — wenigstens in solcher Genauigkeit — bedeutungslos, eine unbeabsichtigte Folge ihrer kausalen Beziehungen zu jenen Schichtsystemen. Der wahre Endzweck, dessen morphogenetische Wichtigkeit die geometrisch genaue Lokalisation der schrägen Schichten vollkommen motiviert, liegt eben in der Umordnung des vierzelligen Ektoderms.

Übrigens bringt unsere Theorie gewisse Variationen im Ablaufe des hier besprochenen Orientierungsprozesses, die sich durch abweichende Stellung der Teilungsspindeln verraten, ebenfalls dem Verständnis nahe. Dasjenige Verhalten der vier Mitosen, das im Kapitel über die Teilungsrichtung der Analyse zu Grunde gelegt wurde, nämlich genaue Paramedianlage der Spindeln von a und α, übereinstimmende Schiefstellung für b und β, kennzeichnet sich, wenn nicht durch überwiegende Häufigkeit, so doch durch seine hohe

Regelmäßigkeit als das eigentlich typische. Aber das einzig mögliche ist es nicht. Es gibt Ascarisweibchen, bei deren Eiern man konstant die Richtung der hinteren Spindeln etwas ungleich findet. Und bei denselben Keimen liegen die Spindeln von a und α nicht parallel, sondern sie konvergieren nach abwärts, indem die eine oder die andere schief zur Medianebene gelagert ist. Man hat beim Anblick so beschaffener Keime sogleich den Eindruck, daß die Lagebeziehung der Spindeln zu den primären Richtungen ihrer Zellen die gleiche sei, wie sonst; daß aber während des Schwenkungsvorganges eins von den Paaren — und zwar dasjenige, dessen vordere Spindel von der Paramedianrichtung abweicht —, eine kleine Rotation um seine Längsachse „nach außen" erlitten habe. Nun ist folgendes eine geometrische Eigentümlichkeit des von uns angenommenen Selbstordnungsmechanismus, die man sich leicht mit Hilfe eines Modells veranschaulichen kann. Sobald die anfangs parallel nebeneinander liegenden Zellenpaare einen geringen Grad gegenseitiger Verdrehung erreicht haben, eröffnet sich eine doppelte Möglichkeit, das linke und rechte Schichtsystem, die ja noch immer divergieren, zur Deckung zu bringen: einmal natürlich durch Weiterführung der bereits begonnenen Verdrehung, sodann aber auch durch Rotation eines Paares nach außen um seine Längsachse. Mit anderen Worten, die Anziehungskraft der beiderseitigen Zonen strebt nach einer solchen Rotation. Und wenn bei manchen Eiern durch individuelle Schwankung von Widerstands- und sonstigen Verhältnissen der Fall eintritt, daß das angestrebte Ziel durch Rotation des einen oder andern Paares sich leichter erreichen läßt, als auf dem typischen Wege, so wird und muß sie erfolgen.

E. **Scheinbare Regulationen bei Ascaris.**

1.

An die Analyse der selbstordnenden Mechanismen knüpfen wir eine Erörterung, die das zur Zeit beliebteste Gebiet entwicklungsmechanischer Fragen streift und darum vielleicht Aussicht hat, allgemeinerem Interesse zu begegnen. Die vorausgegangene Untersuchung war dazu wohl etwas zu trocken und mühsam; aber ohne sie würde das Folgende uns eben nicht wie eine reife Frucht in den Schoß gefallen sein. — Es handelt sich um die Frage: Gibt es bei Ascaris regulatorische Zellverschiebungen oder nicht?

Wer den beschreibenden Teil meiner Arbeit liest, muß fast unvermeidlich zu der Ansicht gelangen, daß diese Frage durchaus in positivem Sinne entschieden sei. Haben wir doch in der Geschichte der T-Riesen eine ganze Anzahl von Vorgängen der Zellverschiebung kennen gelernt, die irgend eine typische, die Anordnung des Materials betreffende Vorschrift zur Geltung brachten, — die aber im deskriptiv-normalen Entwickelungsplane von Ascaris nicht enthalten waren. Was ist das anderes, als Regulation?

Zu dieser Kategorie von Erscheinungen gehört schon der Umstand, daß bei allen T-Riesen die typische geschlossene Blasenform des primären Ektoderms von Stadium zu Stadium mit Hilfe einer Fülle improvisierter Gleitbewegungen durchgesetzt wird, obwohl die Ventralfamilie, die sonst am Aufbau der Blase stark beteiligt ist, ihre Mitwirkung fast ganz oder völlig versagt. Und in der Geschichte des Dreifach-Zwillings offenbarte sich eine

andere Art „regulatorischer" Tätigkeit. An jenem wunderlichen, aus zwei Ventralfamilien und einem primären Ektoderm gebildeten Keime, der in der oberen Schalenkammer des Monstrums zur Entfaltung kam, hatten sich alle die einzelnen Zellensorten: Darm, Mesoderm, Geschlechtsanlagen je nach ihrer morphologischen Signatur und ohne Rücksicht auf ihre Herkunft zusammengefunden; eine Annäherung an den typischen Bauplan, die ebenfalls nur durch außernormale, eigens hierfür bestimmte Zellverschiebungen ermöglicht werden konnte.

Am auffallendsten aber ist der „regulatorische" Zug in der Entwickelung der T-Riesen vom zweiten Typus hervorgetreten. Natürlich: lag doch per definitionem die Eigentümlichkeit dieser Keime eben darin, daß sie die im Stadium IV entstandene Konfusion durch nachträgliche Umordnung des Zellenmaterials ganz oder teilweise kompensieren. Rufen wir uns den Hergang dieser Dislokationsvorgänge, die, ohne in der normal-deskriptiven Vorschrift enthalten zu sein, zu typischen Effekten führten, an der Hand der Geschichte unseres Musterriesen kurz in Erinnerung. Die erste „regulatorische" Leistung des Riesen vollzog sich bereits während der Klüftung der beiden T-Stammzellen P_2 und EMSt. Da die Spindeln dieser Blastomere nicht, wie sonst, gleichsinnig in die Längsachse des Paares eingestellt, sondern fast rechtwinklig zueinander gerichtet waren, so lag die Vermutung nahe, daß aus den gekreuzten Mitosen eine — höchst abnorme — T-Figur entstehen würde, indem die junge Zelle P^3 entweder sogleich oder (aus mechanischen Gründen) bald nach der Geburt mit beiden Tochterzellen von EMSt in Berührung träte. Aber diese drohende neue Entgleisung blieb aus. Von Anfang an beschränkte sich der Kontakt, wie am normalen Embryo, auf die Zellen P_3 und E, die Gesamtanordnung der vierzelligen Gruppe wurde und blieb die vorschriftsmäßig lineare, und es scheint gewiß, daß dieser günstige Erfolg durch feine, aber bestimmt gerichtete Verschiebungen zwischen den in Teilung begriffenen Mutterzellen EMSt und P_2 herbeigeführt worden war. Solche Verschiebungen aber sind in der normalen Ontogenesis unnötig und unbekannt. — Die Einreihigkeit der Ventralfamilie war also gerettet, allein ihre Gesamtform entfernte sich von den typischen Vorschriften mehr als je; statt gerade ausgestreckt oder dorsalwärts gekrümmt zu sein, zeigte die viergliedrige Zellenreihe eine fast rechtwinklige Knickung nach der Bauchseite. Aber dieser bedenklich aussehende Zustand wurde im Laufe einiger Stunden ebenfalls reguliert. Die geknickte Reihe streckte sich, wie ein gebeugter Arm im Gelenk, bis eine gerade, schlanke Säule entstanden war; und damit hatte wiederum ein Vorgang, den das typische Programm durchaus nicht kennt, — eigentlich nur eine konsequente Weiterführung des vorigen „Regulationsgeschehnisses" — das nachträgliche Zustandekommen einer Lagebeziehung bewirkt, die in der normalen Ontogenesis das unmittelbare Resultat der Klüftung ist. Nunmehr lag die ganze Ventralfamilie der vom primären Ektoderm bezeichneten „horizontalen" Ebene parallel und näherte sich dadurch dem typischen Situationsplane mehr, als bei den andern Riesen; gleichwohl aber war das gegenseitige Lageverhältnis der oberen und unteren Gruppe noch keineswegs fehlerfrei. Aus uns bekannten Gründen divergierte vielmehr die ventrale Säule innerhalb der Horizontalebene um beinahe 90° nach rechts von ihrer programmmäßigen Lage. Und die Ausgleichung dieses Fehlbetrages war der nächste Gegenstand, an dem die regulatorischen Tendenzen unseres Riesenkeimes sich zu versuchen schienen. Über Nacht krümmte sich

nämlich die ventrale Gruppe so stark nach links, daß sie mit ihren drei hinteren Zellen fast in die für sie vorgeschriebene Medianstellung kam; nur ein Zufall — die Klüftung des Ektoderms — verhinderte den Fortgang der vielversprechenden Bewegung. Aber in der erreichten, schon nahezu normalen Situation drängten die drei Blastomere sich seitlich zu einer schnurgeraden Reihe hintereinander und bewirkten durch diese an sich abnorme Verschiebung für drei Viertel der Ventralfamilie eine nach innen wie außen fast vollkommen typische Einstellung. Leider nahm die vorderste Zelle, MSt, an dieser glücklichen Wendung der Dinge nicht teil. Sie selbst, wie ihre beiden Töchter mst und μστ blieben in sehr abnormer Lage zur linken Flanke hinausgedrängt, und auch die folgende Klüftungsperiode schuf hierin zunächst keine Besserung: das vierzellige Schlund-Mesoderm war immer noch wie abgeknickt von der tadellos genauen Bilateralgruppierung der übrigen Ventralfamilie. Dann aber geschah das allersonderbarste. Während die Darmanlage vorschriftsmäßig in die Tiefe des Blastocöls versank, vollzog die gesamte hintere, aus sechs Blastomeren bestehende Gruppe eine Frontveränderung nach links, die ihre private Symmetrieebene mit derjenigen des Schlund-Mesoderms fast plötzlich in Einklang brachte. Die Schlund- und Mesodermzellen ihrerseits gruppierten sich genau bilateral zu dieser Ebene, rückten über dem versunkenen Darm heran, und damit war die absolut typische Anordnung sämtlicher ventralen Zellen Ereignis geworden.

Zu der Zeit, als ich den Musterriesen lebendig vor Augen hatte, schien mir der eben beschriebene Schlußakt seiner Rektifizierungsgeschichte einerseits so verblüffend rationell und andrerseits in seinen kausalen Voraussetzungen so übermäßig kompliziert zu sein, daß ich sehr geneigt war, das günstige Ergebnis mindestens zu einem Teile auf Zufall zurückzuführen. Hierzu fehlte es nicht an Gelegenheit. Daß bei den T-Riesen abnorme, mechanisch bedingte Zellverschiebungen reichlich vorkommen, ist ja notorisch. Und gerade unser Musterriese trug an seiner rechten Flanke eine klaffende Lücke zwischen dem Ektoderm und den Schwanzzellen, die eine Linksdrehung der kaudalen Zellengruppe mechanisch bewirken oder doch begünstigen konnte.

Aber auf diese Einzelfrage kommt nichts an. Selbst wenn das Schlußereignis wirklich ganz und gar mechanisch bedingt und nur durch reinen Zufall günstig wäre, so würde dadurch die Selbständigkeit und Bedeutung der übrigen Vorgänge nicht eingeschränkt. Es ist offenbar widersinnig, zu glauben, daß ein und dasselbe Riesenindividuum gleich ein halb Dutzend Mal hintereinander das Glück gehabt haben sollte, durch zufällige, ja pathologische Verschiebung seiner Blastomere immer wieder und zuletzt endgültig in die verlassene Bahn der Vorschriftsmäßigkeit hineinzutaumeln. Diese Bewegungen müssen vielmehr durch eigene physiologische, der formbildenden Kausalität von Ascaris irgendwie subsumierte Ursachen gewährleistet sein. Und daß dem einen Exemplare „regulatorische" Leistungen möglich waren, von denen sich bei der großen Mehrzahl der T-Riesen nicht einmal eine Andeutung findet, erklärt sich sehr zwanglos aus der Verschiedenheit ihrer Konstitution: unser Musterriese verriet schon durch die ungewöhnliche Energie seiner Umordnungsversuche im Stadium IV, daß er dem Gros der T-Riesen an Gesundheit überlegen war. Überdies steht ja die „Regulation" des Musterriesen nicht völlig allein. Auch jener andere Riese, den wir dem „zweiten Typus" beigerechnet haben (Fig. VVV—XXX, p. 200),

zeigt die Ansätze zu einer Herstellung der typischen Konfiguration. Und daß die seltsame Vereinigung gleichnamiger Zellensorten bei dem Dreifachzwilling, und gar die systematisch durchgeführte Blasenbildung des Ektoderms unter den abnormsten Umständen nicht Zufälligkeiten, sondern physiologisch bewirkte, selbständige Phänomene sind, ist ohnehin zweifellos.

Es bleibt also die Tatsache ganz unerschüttert stehen, daß an abnormen Ascariskeimen Vorgänge aktiver Zelldislokation zu beobachten sind, die das normal-deskriptive Programm nicht kennt; die aber dennoch typische Formgestaltung als Ziel und Folge haben.

2.

Was nun die physiologische Beurteilung jener Vorgänge betrifft, so ist uns durch unsere Analyse der Epithelbildung bereits ein Weg gewiesen. Unser damaliges Ergebnis war ein doppeltes. Einerseits zeigte sich, daß die Bildung und Erhaltung der einschichtigen Epithelblase in kausaler Hinsicht gar nicht so anspruchslos ist, wie es auf den ersten Blick scheinen mochte; sondern die epithelbildenden Zellen müssen mit recht komplizierten, anisotrop-chemotaktischen Mechanismen ausgerüstet sein. Andrerseits aber — und darin lag wiederum eine erhebliche Vereinfachung — genügte ein und derselbe Apparat für sämtliche beteiligten Zellen, gleichviel welcher genealogischen Stufe. Jede mit diesem Apparat versehene Zelle ist ohne Rücksicht auf die Anzahl und Herkunft der mit ihr verbundenen Genossinnen unter beliebig normalen oder abnormen Verhältnissen befähigt und gezwungen, am Aufbau einer einfachen, geschlossenen Epithelschicht teilzunehmen. Hierdurch fällt auf die außernormale Seite des epithelbildenden Geschehens ein eigentümliches Licht. Daß das primäre Ektoderm der T-Riesen und sonstigen monströsen Keime sich vorschriftsmäßig zum Epithel gruppiert und zwar mit Hilfe von allerhand „abnormen" Gleitbewegungen, erscheint ganz selbstverständlich. Es bedarf zur Aufklärung dieser Tatsache weder besonderer, an der normalen Entwickelung unbeteiligter Faktoren, noch auch verdient die Erscheinung einen besonderen Namen. Das Verhalten der epithelbildenden T-Riesenzellen wird durch die Kausalität der normalen Epithelbildung restlos mitgedeckt; — eine Folgerung, die ich schon bei anderer Gelegenheit (1903 p. 112) gezogen habe.

Nicht ganz so durchsichtig klar wie hier, aber von der gewonnenen Basis aus unschwer verständlich liegen die Dinge bei einigen „Regulationen" des Musterriesen; vor allem bei der schnurgeraden und innerlich korrekten Ausrichtung der drei ventralen Zellen E, P_3 und C, die, nachdem die Gruppe zuvor in regelwidrige, seitwärts gekrümmte Stellung geraten war, auf dem abnormen Wege der Dislokation vollzogen wurde.

Wir wissen, daß die vier ersten Zellen der Ventralfamilie in der medianen Lage, in der sie geboren sind, aktiv verharren, indem die chemotaktisch wirksame, der Medianebene parallele Schichtung ihrer Plasmaleiber zwar Gleitbewegungen innerhalb dieser Ebene erlaubt, jede seitliche Abweichung von derselben aber mit Energie vereitelt. Nun würde, wie man leicht versteht, derselbe Mechanismus, der für gewöhnlich nur Entgleisungen aus der Medianebene zu verhindern hat, andererseits auch befähigt sein, bereits entgleiste Zellen in die Medianebene zurückzuführen. Nehmen wir an, ein Glied der vier-

zelligen Ventralfamilie sei durch äußere Gewalt zur Seite hinausgedrängt, so geraten die chemotaktischen, von Zelle zu Zelle koordinierten Schichtsysteme außer Zusammenhang; und falls die Entfernung nicht über den Wirkungsbereich der attraktiven Zonen hinausgeht, wird eine Tendenz zur Wiederherstellung des Mediangefüges durch seitliche Verschiebung die natürliche Folge sein. Der Mechanismus des Verharrens bewirkte also in solchen Fällen, ohne daß das geringste Neue hinzugefügt worden wäre, sichtbare Dislokation; eine Vorstellung, die um so weniger Bedenken erregt, als wir durch andere Tatsachen bereits zu der Hypothese gedrängt worden sind, daß dieses selbe paramediane Schichtsystem der Ventralfamilie im Stadium IV in Wechselwirkung mit dem Ektoderm echte Zellverschiebungen zu stande bringe.

Nach dieser Darlegung hat aber das Verhalten der Zellen E, P_3 und C unseres Musterriesen nichts überraschendes mehr. Hier war der angeborene Zusammenhang der chemotaktischen Schichten durch den Prozeß der Seitwärtskrümmung in der Tat gestört. Also mußte an den Grenzflächen der Blastomere eine Spannung vorhanden sein, eine Tendenz, die gegeneinander verworfenen Schichtsysteme auszurichten, d. h., die gebogene Zellensäule in die median gestreckte Form zurückzuführen. Irgend ein Widerstand machte dies für die Gesamtheit der Vierzellengruppe unmöglich. So geschah denn, was auch eintreten muß, wenn man ein hölzernes Stäbchen über seine Elastizitätsgrenze hinaus verbiegt. Die chemotaktische Spannung brachte den gelockerten Zusammenhang der Schichtsysteme an ihrer schwächsten Stelle zum völligen Bruch: drei Blastomere fanden dadurch Gelegenheit, sich vorschriftsmäßig median aneinanderzureihen, die vierte lag wie abgestreift an der Seite. — Hiernach stellt dieses erste „regulatorische" Ereignis aus der Geschichte des Riesen in physiologischer Hinsicht ebensowenig ein Novum für die Ascarisontogenese dar, als die Epithelbildung des Ektoderms an monströsen Keimen; es wird darum, wie jene, aus der Reihe der wahren Regulationen zu streichen sein.

3.

Um einen höchst bedeutungsvollen und doch im Grunde merkwürdig kurzen Schritt weiter führt uns die Analyse eines anderen „Regulationsvorganges" aus der Entwickelung des Musterriesen. Er betrifft die horizontale Seitwärtskrümmung der vierzelligen Ventralfamilie.

Es ist leicht zu erkennen, inwiefern dieses Geschehnis uns mehr zu raten aufgibt, als das vorher betrachtete. Dort — bei der Ausrichtung der Zellen E, P_3 und C — handelte es sich um die Herstellung einer Konfiguration, die auch in der normalen Ontogenesis durch eigene, aktive Faktoren gewährleistet wird, und wir brauchten nur nachzuweisen, daß dieser selbe Mechanismus sein typisches Ziel auch von abnormen Anfangslagen aus herbeiführen könnte. So einfach liegen die Dinge bei der Seitwärtskrümmung nicht.

Von der absurden Idee, die Ventralgruppe habe ganz mit eigenen Mitteln die Annäherung an den typischen Gesamt-Bauplan eingeleitet und eine Strecke weit durchgeführt, sehen wir natürlich ab; wir sind uns von Anfang an darüber klar, daß die unmittelbare Ursache der Seitenkrümmung in einem physiologischen Zusammenspiel von Reiz und Reaktion zwischen der Ventralfamilie einerseits und dem darüber lagern-

den Ektoderm bestehen muß, — vermutlich in einer chemotaktischen Wechselwirkung, die danach strebt, die beiderseitigen partiellen Medianebenen zur Deckung zu bringen. Und offenbar bliebe eine solche Annahme nicht nur durchaus im Rahmen des uns jetzt Geläufigen, sondern sie wäre in ihren strukturellen Voraussetzungen sogar ungemein anspruchslos. Es würde nur verlangt, daß im Stadium VIII unseres Musterriesen zwei ohnehin vorhandene Schichtsysteme, nämlich die „paramediane" Schichtung der Ventralfamilie und das gleichnamige, aber um 90° verdreht liegende System des Ektoderms, chemotaktisch koordiniert waren und nach gegenseitiger Berührung strebten; so, wie dieselben beiden Schichtsysteme im Stadium IV eines jeden normalen Embryo zur Herbeiführung einer horizontalen Vierteldrehung zusammenwirken. — Daß hierbei nicht die ganze ventrale Säule in toto herumschwenkte, sondern nur mit ihrem hinteren Abschnitte sich krümmte, während die Zelle MSt wie festgenagelt liegen blieb, konnte in ganz derselben Weise, wie bei dem unmittelbar nachfolgenden, ebenfalls auf die Zellen E, P_3 und C beschränkten Vorgange der paramedianen Ausrichtung, durch mechanischen Widerstand oder andere, unbekannte Hemmnisse verschuldet worden sein.

Aber diese an sich so einfach klingende Hypothese schwebt doch vorderhand noch auf eine ganz halsbrecherische Art in der Luft. Denn in der Physiologie der normalen Entwickelung ist von der Existenz eines solchen Mechanismus und überhaupt von einer aktiv selbstordnenden Wechselwirkung zwischen dem Ektoderm und der Ventralfamilie im Stadium VIII gar keine Rede gewesen.

Die Betrachtung des normalen achtzelligen Embryo forderte zur Annahme derartiger aktiver Vorgänge nicht heraus. Man durfte sich sagen, daß das typische allgemeine Lageverhältnis zwischen Ektoderm und Ventralfamilie, wie es im rhombischen Stadium IV erreicht worden war, ganz von selber bestehen bleiben würde, sobald nur in allen folgenden Stadien obere und untere Keimeshälfte ihre eigene typische Gestaltung aktiv herbeiführten oder aufrecht erhielten. Wozu dann noch ein überflüssiger Extraaufwand von Energie? Das ökonomische Prinzip legte uns, ohne daß eine besondere Untersuchung der nicht sehr dringlich scheinenden Frage stattgefunden hätte, die Vorstellung nahe, daß die chemotaktische Wechselwirkung zwischen den beiden Hauptfamilien auf das Vierzellenstadium beschränkt, im Stadium VIII also jedenfalls erloschen sei.

Wenn diese Annahme unerschütterlich richtig ist, so befänden wir uns gegenüber der Aufgabe, die improvisierte Seitwärtskrümmung des Musterriesen physiologisch aufzuklären, in einer sonderbaren, an die des Tantalus erinnernden Situation. Was wir brauchen, ist ja so überaus wenig. Die chemotaktisch-koordinierte Wirksamkeit der oberen und unteren Paramedianschichtungen müßte bei unserem Riesen etwas länger gedauert haben, als sonst, oder sie müßte im Stadium VIII auf Grund der alten Strukturen noch einmal erwacht sein. Das ist gewiß eine so bescheidene Forderung, daß wir sie, falls eine zufällige Abnormität in Frage käme, sehr gern auf unser ökonomisches Gewissen nehmen könnten. Allein die vorschriftswidrige Fortdauer oder das Neuerwachen der chemotaktischen Tätigkeit wären ja — nach unserer früheren Feststellung — eben nicht zufällig: sie müßten ad hoc geschaffen, durch die abnorme Konfiguration des Riesen und ihr Bedürfnis nach Verbesserung hervorgerufen sein. Und damit rückte die physiologische Erklärbarkeit des Vorganges, die uns so greifbar nahe schien, mit einem Schlage wieder in

nebelhafte Ferne. Die Seitwärtskrümmung der ventralen Vierzellengruppe wäre trotz allem eine Regulation der geheimnisvollsten Art, an der unsere Vitalisten und Teleologen ihre Freude haben könnten.

In Wahrheit aber — und hierin liegt der prinzipielle, erkenntnisfördernde Wert dieser Besprechung — fällt es uns gar nicht ein, dem Verstande etwas so Ungeheuerliches zuzumuten, wie die Annahme, daß die paramedianen Zonensysteme unseres Riesen eben deshalb ihre chemotaktische Wechselwirkung um eine Stufe verlängert hätten, weil es nützlich war. Es gibt nämlich noch eine andere Möglichkeit: unsere Meinung, daß in der normalen Ontogenesis das aktiv selbstordnende Zusammenwirken der Ventralfamilie mit dem Ektoderm vor Eintritt in das Stadium VIII erlischt, könnte irrig sein. Wir beriefen uns auf das ökonomische Prinzip. Aber war die daraus abgeleitete Position in diesem Falle wirklich eine genügend feste? Daß eine dauernde Attraktion der oberen und unteren paramedianen Schichtsysteme, wenn sie unter völlig normalen Verhältnissen auch entbehrlich schien, doch wenigstens eine weitere Garantie zur Aufrechterhaltung des im Stadium IV geschaffenen Zustandes liefern könnte, ist nicht zu bestreiten; und eine solche „mehrfache Sicherung", wie Rhumbler es nennen würde, mag immerhin bei kleinen Schwankungen des Entwicklungsverlaufes von ausschlaggebender Bedeutung sein. Übrigens hatten wir schon früher Gelegenheit zu bemerken, daß die Mechanismen der Selbstordnung scheinbar etwas freigebig auf die Zellfamilien verteilt sind. Wenn im normalen Stadium VIII nur die Ventralfamilie oder nur das Ektoderm die Fähigkeit aktiver Selbstordnung besäße, so müßte wohl aus rein mechanischen Gründen allemal auch die andere Keimeshälfte zu der typischen Gruppierung übergehen. Dennoch fanden wir jede Hälfte für sich mit selbständigen Mechanismen ausgerüstet, und es leuchtet ein, daß auch dieser scheinbare Überfluß als „mehrfache Sicherung" gegen die Gefahren rhythmischer und anderer Variationen ökonomisch berechtigt ist.

Nach alledem liegt die Sache jetzt so, daß wir eine normale Fortdauer der paramedianen Selbstordnung zwischen Ektoderm und Ventralgruppe auch ohne das Zeugnis des regulatorischen Riesen für mindestens möglich und fast wahrscheinlich halten. Dann aber kommt die Angelegenheit eben durch das Schicksal des Musterriesen zur völligen Entscheidung. Die vielberufene Seitwärtskrümmung seiner vierzelligen Ventralfamilie wird für uns — weit davon entfernt, als selbständiges Regulationsgeschehnis unerhört komplizierte Ursachen vorauszusetzen —, ganz einfach zum Beweis für das normale Vorhandensein entsprechender chemotaktischer Mechanismen. Und hiermit stehen wir ganz und gar auf dem Boden des ökonomischen Prinzipes.

Wir haben in der jetzt abgeschlossenen Erörterung ein Doppeltes erreicht. Erstens wurde der seltsam zweckmäßige Vorgang der Seitenkrümmung ebenfalls aus der Reihe der Regulationen ausgeschieden: er ist wiederum nichts anderes, als die ausnahmsweise sichtbar werdende Folge einer normalen Wechselwirkung zwischen oberer und unterer Keimeshälfte, die für gewöhnlich nur zur aktiven Aufrechterhaltung der im Stadium IV entstandenen Lagebeziehungen berufen ist. Und zweitens wurde uns eine methodologische Wahrheit klar, auf die ich im Interesse des folgenden besonderen Nachdruck legen wollte. Wir sehen ein, daß es berechtigt sein kann, aus dem Auftreten sogenannter Regulationsvorgänge an abnormen Keimen den Schluß

zu ziehen, daß in der normalen Entwickelung äquivalente Ursachen der Formbildung vorhanden und wirksam sind; selbst wenn die typische Ontogenese, soweit sie bis dahin durchschaut war, die Existenz solcher Ursachen nicht verraten hatte. Der hier von uns studierte Fall war ideal günstig. Denn der ungeheuren Ersparnis, die durch die Erübrigung besonderer Regulationsursachen erzielt wird, stand ein so verschwindend geringer Mehraufwand an normaler Komplikation gegenüber, daß die Rentabilität des Tauschgeschäftes gar keinem Zweifel unterliegen konnte. Aber natürlich verlöre die neue Betrachtungsweise unter minder günstigen Umständen noch nicht sogleich ihre Berechtigung. Sobald sich künftig zeigen läßt, daß derjenige Mechanismus, dessen ein anscheinend regulatorischer Vorgang zu seiner Verwirklichung unmittelbar bedarf, auch in den Verhältnissen der typischen Ontogenesis in irgend einem Grade nützlich oder brauchbar ist, wird allemal das Zugeständnis dieses Mechanismus für die normale Entwickelung ökonomischer sein, als die Anerkennung einer echten Regulation.

4.

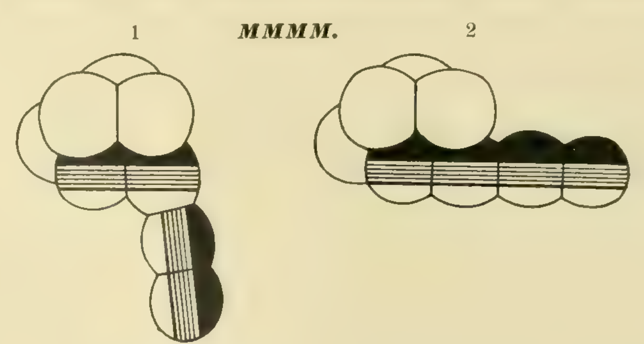
Wir wenden uns nun, genügend vorbereitet, zur Beurteilung eines anderen Ereignisses aus der Geschichte des Musterriesen, das uns zu etwas weitergehenden Annahmen zwingen wird. Wie kam es, daß die vierzellige Ventralgruppe, die aus bekannten Gründen in einer fast rechtwinklig geknickten, bauchwärts offenen Gruppierung geboren war, sich nachträglich dennoch die typische, gestreckte Säulenform mit Hilfe einer in der „Medianebene" vollzogenen Drehung der beiden Schwesterzellenpaare verschaffen konnte?

Dieser für die Herstellung der vorschriftsmäßigen Konfiguration überaus wichtige Vorgang erweckt, auf dem Hintergrunde des bisher Bekanntgewordenen angesehen, den Eindruck einer verblüffenden Spontaneität. Wir hatten von Mechanismen aktiver Selbstordnung für den internen Gebrauch der vierzelligen Ventralfamilie lediglich ein paramedianes Zonensystem zugestanden, das in der normalen Entwickelung das aktive Verharren in der Medianebene bewirkt und offenbar auch bei dem Riesen dafür sorgte, daß die Umordnung der Gruppe so sicher in dieser selben Ebene vor sich ging. Wohl hatten wir an den normalen Keimen auch eine Drehbewegung zwischen oberem und unterem Zellenpaare kennen gelernt: an der Kontaktstelle tritt, zumeist schon während der Mitosen, eine dorsal gerichtete Knickung ein. Aber diese Dislokation betrachteten wir als eine durchaus passive. Sie wird allem Anschein nach von den Faktoren der Komplexbildung nach dem Plateauschen Prinzip herbeigeführt und fällt hinweg, sobald das unmittelbare Nachbarschaftsverhältnis mit den Zellen des Ektoderms, wie bei den gewöhnlichen T-Riesen, verschwindet. Hiernach konnten und mußten wir annehmen, daß an der Kontaktstelle der beiden Schwesternpaare jede Bewegung innerhalb der Medianebene, aufwärts wie abwärts freigegeben sei, ungefähr, als wenn die Paare durch ein Charnier mit quergestellter Achse verbunden wären; daß trotzdem am normalen Keim das in medianer Richtung frei-bewegliche hintere Zellenpaar allemal dorsalwärts umklappen müsse, war durch die Konfigurationsverhältnisse ja vollkommen sichergestellt. Bei unserem Riesen aber passierte, hervorgerufen durch die abnormen Vorgänge der Klüftungsperiode, das Mißgeschick, daß

das Charnier gegen die Verabredung ventralwärts niederklappte. Und nun sahen wir mit erstaunten Augen, wie das herabgesunkene Zellenpaar, statt hilflos wie ein umgefallener Kofferdeckel hängen zu bleiben, sich langsam aber sicher im Charnier emporrichtete!

Aber so seltsam das Ereignis uns anmuten mag, Zauberei kann doch nicht im Spiele sein: ganz sicher wurde die Aufrichtung der geknickten Zellenreihe wenigstens unmittelbar durch irgend einen physiologischen, vermutlich chemotaktischen Mechanismus bedingt. Und wir brauchen uns nicht lange zu besinnen, wie wohl ein solcher Apparat beschaffen sein könnte. Nehmen wir an, jedes von den beiden Zellenpaaren sei zur kritischen

MMMM.



Schema eines Mechanismus zur Aufrichtung des Zellenpaares P_3—C. Die Ventralgruppe genau von links gesehen. Vgl. Taf. III, Fig. 27 bis 29.

Zeit in der Richtung seiner Längsachse, aber senkrecht zur Medianebene geschichtet gewesen (Fig. MMMM 1). Die auf dieser Schichtung beruhenden chemotaktisch wirksamen Zonen wären hier wie dort in gleicher Weise und analoger Richtung differenziert, und die gleichnamigen Zonen streben nach Berührung; so mußte der Winkel zwischen den beiden Zellenpaaren bis zur Herstellung einer geraden Fluchtlinie ausgeglichen werden.

Ein solcher Mechanismus wäre nun zunächst, wie man leicht erkennt, in struktureller Hinsicht durchaus nichts Neues. Wir haben früher (p. 217) auf Grund der aktiven Versenkung des Entoderms und anderer Elemente für die Ventralfamilie das Vorhandensein eines besonderen Schichtsystemes festgestellt, das an den betreffenden älteren Embryonen „horizontal" gelagert und in dorsiventraler Richtung differenziert ist; vor Eintritt der doppelsinnigen Schwenkung im Stadium IV, d. h. zuletzt im Stamme der primären T-Figur befand sich die gleiche Struktur in aufrechter Stellung und lief der ektodermalen Medianebene parallel. Mit diesem Schichtsysteme stimmt offenbar das neuerdings von uns beanspruchte, das ja nach Herstellung der gestreckten Säulenform ebenfalls die ganze Ventralfamilie horizontal durchsetzt, in allen seinen Eigenschaften, auch genetisch überein; denn daß bei dem Riesen die Zonen des oberen und unteren Zellenpaares vor der Rektifikation fast rechtwinklig gegeneinander verworfen waren, ergibt sich als notwendige Folge aus der wohlbekannten, abnormen Drehung der Mutterzellen in der vorausgegangenen Orientierungsperiode.

Wir wissen also bestimmt, daß die strukturellen Voraussetzungen des Mechanismus, den wir brauchen, zur kritischen Zeit komplet vorhanden sind. Aber das allein führt uns noch nicht ans Ziel. Wenn es gelingen soll, aus der Kausalität des uns beschäftigenden Vorganges selbständig-regulatorische Ursachen vollkommen auszuschließen, so muß — nach unserem neuen Rezept — der Nachweis führbar sein, daß ein entsprechender Mechanismus an jedem normalen Embryo des gleichen Stadiums wirklich funktioniert.

Davon aber war bisher keine Rede. Nach unserer vorhin dargelegten, auf Sparsamkeit gegründeten Meinung hat die vom Ei her komplet überlieferte Horizontalschichtung im Stadium VIII noch nichts zu tun. Und wenn das zutrifft, dann liegt die Aufklärung der in Frage stehenden Regulation wieder in weitem Felde. Bestenfalls müßten wir uns zu der Idee bequemen, daß der im typischen Stadium VIII zwar schon vorhandene, aber schlummernde chemotaktische Apparat bei unserem Riesen eigens dem guten Zweck zuliebe vorzeitig aktiviert worden sei.

In solcher Not ist uns jede Hilfe recht, auch wenn wir sie von etwas weit her zitieren müssen. Wir erinnern uns aus dem Kapitel über die Spindelstellung, daß die zwei Mutterzellen der ventralen Vierergruppe, die im Stadium IV den Stamm der T-Figur bildeten, ihr gegenseitiges Lageverhältnis ganz unverrückt so, wie es aus der Mitose hervorgegangen war, beibehalten: die Kontaktfacette EMSt | P_2 ist am fertig orientierten Rhombus genau dieselbe, wie bei der Geburt. Für die gewöhnlichen T-Riesen gilt entsprechendes; und nur der Musterriese vom zweiten Typus machte eine Ausnahme: hier waren die beiden Blastomere — und zwar genau in der Richtung der ventralen Medianebene — gegeneinander verschoben worden. Nun haben wir freilich in unserer Übersicht der Selbstordnungsvorgänge das Verharren der Zellen EMSt und P_2 in ihrer gegenseitigen primär-axialen Lagebeziehung nicht als eine aktive Leistung dargestellt, — aber auch nicht behauptet, dasselbe geschehe passiv: ich glaubte aus technischen Gründen auf die Berücksichtigung dieses minder klaren Falles damals verzichten zu sollen. Jetzt aber blicken wir das wohlbekannte Geschehnis zum ersten Mal interessierter an, und wir erkennen mit ziemlicher Sicherheit seine aktive Natur. Würde bei der Schwenkung des T-Stammes die Zelle P_2 von ihrer sich drehenden und in der (ventralen) „Medianebene" krümmenden oberen Schwester völlig frei durch den Schalenraum transportiert, so ließe sich verteidigen, daß ein besonderer Erklärungsgrund für das Fortbestehen des angeborenen Kontaktverhältnisses nicht nötig sei; ein bischen Adhäsion reichte wohl aus, um die Zellen auf eine so kurze Zeit zusammenzuhalten. Allein in Wirklichkeit führt der Transport schon im normalen, kugelrunden Ei dicht an der Schalenwand dahin und dürfte deshalb, besonders beim ersten Einsetzen der Dislokation, mit einem nicht unerheblichen Reibungswiderstande zu rechnen haben. Bei den echten, d. h. normal entwickelten Riesen mit sanduhrförmiger Doppelschale bedingt die mittlere Einschnürung sogar ein grobes mechanisches Hindernis, das unter starkem Druck, wie aus der Deformation der Zellen hervorgeht, aber ohne Preisgabe des primären Kontaktverhältnisses überwunden wird. In der Entstehungsgeschichte der T-Riesen erweist sich andererseits die Festigkeit des schwesterlichen Zusammenhanges als groß genug, um die aktive Drehung, nach der die obere Zelle strebt, total zu vereiteln, sobald die untere am Mitkommen gehindert ist. Und bei dem „regulatorischen" Musterriesen führte die Zelle EMSt erst nach langer Bemühung und gleichsam ruckweise, als durchbräche sie gewaltsam eine Fessel, ihre mediane Vierteldrehung aus. Solche Hartnäckigkeit unter den schwierigsten Umständen wäre, wenn nur die Adhäsion der Zellen ihren primären Zusammenhang verbürgte, kaum zu begreifen; denn alle sonstige Erfahrung weist darauf hin, daß die Gleitfähigkeit der Ascaris-Blastomere nur in geringem Maße durch adhäsiven Widerstand beeinträchtigt wird. Also muß das Verharren der Zellen EMSt und P_2 wohl eine aktiv selbstordnende Leistung sein. — Nun ist von vornherein selbstverständlich,

daß das paramediane Schichtsystem der Ventralfamilie, das nachgewiesenermaßen bereits zu dieser frühen Zeit in Tätigkeit ist, die Aufrechterhaltung des primär-medianen Verhältnisses unserer Zellen übernimmt. Aber dieser Mechanismus genügt nur für eine Hälfte, und zwar die kleinere, von dem, was wir brauchen. Denn da die Schwenkung des T-Stammes zuerst und am stärksten in der Richtung der ventralen Medianebene vor sich geht, so muß vor allem gesorgt sein, daß Gleitbewegungen innerhalb dieser gefährdeten Ebene verhindert werden. Hierzu eignet sich am besten ein chemotaktisch koordiniertes Zonensystem, das quer zur Medianebene und anfangs aufrecht gelagert ist, dann aber allmählich in horizontale Stellung übergeht; mit anderen Worten das wohlbekannte, auf späteren Stufen zur Durchführung der Versenkungsprozesse berufene „Horizontalsystem". Allein der Widerstand dieses zweiten Mechanismus würde nicht nach beiden Richtungen, aufwärts wie abwärts der Mittelebene, gleichmäßig beansprucht sein. Die drohende Gefahr ist ja nur die, daß beim Transport nach oben, besonders am Anfange desselben, die Zelle P_2 von ihrer sich krümmenden Schwester ventralwärts abgestreift werden könnte. Also genügt es, wenn der horizontale Mechanismus ein Gleiten der Zelle P_2 nach „unten" unmöglich macht. Und falls dabei an Komplikation gespart werden kann, so mögen wir annehmen, daß die selbstordnende „Horizontalschichtung" der Zellen EMSt und P_2 vermöge irgend einer quantitativen oder qualitativen Verschiedenheit ihrer Zonen mediane Abwärtsdrehung mit Energie verhindert, Aufwärtsdrehungen dagegen mehr oder minder widerstandslos erlaubt; etwa wie die Beweglichkeit des Arms im Ellbogengelenk durch die Sperrvorrichtung des Olecranon ulnae einseitig aufgehoben wird.

Dieser ganze Exkurs war jedoch, wie uns nun wieder einfällt, nur Mittel zum Zweck. Wir suchten nach Anhaltspunkten für eine Begründung der Hypothese, daß die vierzellige Ventralfamilie im typischen Stadium VIII bereits der Schauplatz einer aktiv selbstordnenden Tätigkeit auf Grund der Horizontalschichtung sei. Und ich denke, wir haben sie gefunden.

Wenn das horizontale Zonensystem schon auf der zweizelligen Stufe der Ventralfamilie und wiederum auf der achtzelligen funktioniert, so wäre es vielleicht nicht einmal ökonomisch, den Apparat für die dazwischen liegende Zeit der vierzelligen Stufe extra, d. h. durch ein besonderes Geschehnis, außer Dienst zu stellen. Aber noch mehr. Wir finden auf einmal, daß ein chemotaktischer Mechanismus nach Art eines Sperrgelenkes, wie er auf Grund wirklichen Bedarfs für die Zellen EMSt und P_2 erschlossen wurde, auch für die vierzellige Ventralfamilie nicht unbedingt überflüssig wäre. Er ließe das dorsale Umkippen des hinteren Zellenpaares, das in der normalen Entwickelung geschieht und geschehen soll, frei, aber er verhinderte jedes Ausweichen oder Gleiten der Blastomere nach unten hin; und bei gewissen rhythmischen Variationen, wenn die Ventralfamilie sich sehr frühzeitig teilt und ihr Kontakt mit dem Ektoderm beschränkter ist als sonst, könnte eine ventrale Sperrung recht wohl von Nutzen sein. Im Lichte einer solchen Auffassung wird auch die Tatsache, daß bei so vielen T-Riesen die viergliedrige Ventralfamilie ihr schnurgerad-axiale Säulenform lange Zeit beibehält, erst recht begreiflich: hier hält die Attraktionskraft der Sperr-Zone, da die komplexbildende Wechselwirkung mit dem Ektoderm nicht zur Geltung kommt, die vier Zellen in ihrer angeborenen Lage erfolgreich fest.

Am wichtigsten aber ist, daß das Verhalten der vierzelligen Ventralgruppe bei unserem Musterriesen durch den hier angenommenen, normalen Mechanismus ebenfalls seine Erklärung fände. Jene horizontale Schicht, die am normalen Embryo auf Grund ihrer besonderen Stellung und Attraktionsweise das „Charniergelenk" der Zellen E und P_3 verhindert, ventralwärts herunterzuklappen, stand bei dem Riesen seit den abnormen Ereignissen der Klüftungsperiode nicht, wie sonst, in durchgehendem Kontakt. Aus der Verwerfung der Schicht ergab sich, ähnlich den früheren Fällen, chemotaktische Spannung; so wurde der Mechanismus des Verharrens oder doch der einseitigen Sperrung auch hier zur Ursache einer sichtbaren Dislokation. Das untere Zellenpaar, das schon bei seiner Geburt sich an der Zelle EMSt kaudalwärts etwas vorgeschoben und so die Bildung einer reinen T-Figur verhindert hatte, erhob sich vollends im Charnier, bis die gestreckte Säulenform — die ausgeglichene Ruhestellung der Sperrschicht — erreicht worden war. Hier machte die Bewegung, wie bei den gewöhnlichen T-Riesen, dauernd Halt. Aber es ist zu vermuten, daß die säulenförmige Gruppe in allen diesen Fällen ohne viel Widerstreben bereit gewesen wäre, sich durch Kontakt mit dem Ektoderm nach Art der normalen Keime in eine dorsalwärts geknickte Reihe verwandeln zu lassen.

Hiernach tritt das vorhin von uns begründete Prinzip in Kraft. Ein Mechanismus der Selbstordnung, dessen Wirksamkeit an den normalen Keimen möglich und selbst wahrscheinlich ist, reicht hin, die eigentümliche Streckung der ventralen Vierzellengruppe bei unserem Riesen aufzuklären. Dann sehen wir in eben diesem Verhalten nichts weiter, als den endgültigen, experimentellen Beweis für das Vorhandensein jenes Mechanismus in der normalen Entwickelung.

Unser schwer errungenes Ergebnis aber ist, daß der Musterriese auch dieses Mal von dem auf ihn gefallenen Verdachte, er habe sich zu seiner Wiederherstellung außeretatsmäßiger Regulationen bedient, glänzend gereinigt wurde.

5.

Und nun das große Wunder, mit dem der Riese seine Laufbahn so eindrucksvoll beschloß: der ebenso elegante als plötzliche Übergang seiner zwölfzellig gewordenen Ventralfamilie zur absolut vorschriftsmäßigen Konfiguration! — Vielleicht geht es meinen Lesern wie mir, als ich mit der Durchdenkung der Selbstordnungsvorgänge so weit gekommen war: man fragt sich mit einigem Erstaunen, warum man eigentlich dieses Geschehnis früher für so geheimnisvoll angesehen hatte.

Wäre die Umordnung in solcher Weise vor sich gegangen, daß die gesamte hintere Portion der Ventralfamilie von der Darmanlage bis zu den Schwanzzellen in geschlossener Masse die Achteldrehung nach links vollzogen hätte, so unterschiede sich das Ereignis nur durch die größere Zahl der teilnehmenden Blastomere von der zuerst besprochenen, allereinfachsten „Regulation": der medianen Ausrichtung der Zellen E, P_3 und C. Daß auch auf späteren Stufen der normalen Entwickelung die angeborene Bilateralität der Ventralfamilie durch aktive Mechanismen des Verharrens aufrecht erhalten wird, ist zweifellos. Dann muß also auch auf Grund derselben Mechanismen jede später vorhandene Abweichung vom typischen Bauplan der Familie mit einer Tendenz, sich selber zu korrigieren,

verbunden sein. Bei unserem Riesen bestand eine Spannung dieser Art längs der bogenförmigen Grenze zwischen den Schlund-Mesodermzellen, die noch immer nach links verworfen waren, und der Darmanlage; hier waren die koordinierten Schichtsysteme, die eine median-bilaterale Gruppierung garantieren sollten, außer Kontakt, also arbeiteten sie von beiden Seiten auf eine der typischen Vorschrift entsprechende Verschiebung hin. — Wenn nun die ganze Ventralfamilie isoliert gewesen wäre, also unbeschränkte Bewegungsfreiheit für ihre Zellen besessen hätte, so würde die bilaterale Neuordnung gewiß zum größten Teil durch ein Hinüberwandern der Minorität, d. h. der vier Mesoderm- und Schlundblastomere, erzielt worden sein. Im Zellverbande aber stieß die Dislokation der einen wie der anderen Partei natürlich auf Widerstände; jedoch nicht notwendig auf die gleichen. Vielleicht wurde der größeren hinteren Abteilung die angestrebte Linksdrehung durch das zufällige Vorhandensein der Lücke im Ektodermrand verhältnismäßig leicht gemacht. Andererseits ist die Möglichkeit zuzugeben, daß die vordere Vierzellengruppe nicht nur mechanisch fester als jene verankert war, sondern noch obendrein durch typisch selbstordnende Beziehung zu ektodermalen Nachbarzellen zurückgehalten wurde. Wenn also zuguterletzt die Majorität sich in Bewegung setzte, um die Medianrichtung der Minorität aufzunehmen, so bereitete auch diese besondere Rollenverteilung unserem Verständnisse keinerlei Schwierigkeit.

Aber ganz so einfach war der Hergang nicht. Die Drehung der acht rückwärtigen Ventralzellen trat nicht gleichzeitig ein, sondern etappenweise. Dies aber wiederum nicht so, daß etwa die Dislokation an der zuvorderst gelegenen Darmzelle begonnen und sich dann Schritt für Schritt nach hinten fortgepflanzt hätte; sondern merkwürdigerweise standen die sechs letzten Blastomere, von der Keimbahnzelle an, bereits halblinks, als die zweizellige Darmanlage noch geradeaus gerichtet war. So ergab sich vorübergehend ein Konfigurationsbild (Taf. III, Fig. 41), das die Vorstellung erwecken konnte, es habe über das Entoderm hinweg eine richtende Fernwirkung zwischen den beiden räumlich getrennten und doch harmonisch gelagerten Gruppen stattgefunden.

Eine solche Annahme steht jedoch mit unseren sonstigen Ergebnissen in Widerspruch. Es ist doch klar, daß chemotaktische Zonensysteme ihre feine selbstordnende Wirksamkeit auf größere Distanz nicht betätigen könnten. Also dürfte die Hypothese unvermeidlich sein, daß die zwei Darmzellen, wenn auch nicht äußerlich, so doch mit ihrer inneren Organisation sich in die neue Medianrichtung eingereiht hatten und solchermaßen die Brücke bildeten, auf der das verantwortliche Schichtsystem in ununterbrochenem Kontakt von der vorderen auf die hintere Ventralgruppe überging. Und diese Hilfsannahme schwebt, wie wir gleich sehen werden, gar nicht so sehr in der Luft.

In der normalen Ontogenesis entfaltet die Darmanlage, nachdem sie vierzellig geworden und in die Tiefe versunken ist, nochmals aktiv selbstordnende Tätigkeit, indem ihre Zellen sich nach bestimmter Vorschrift zu einem schief in der Horizontalebene gelagerten Rhombus umgruppieren (zur Strassen 1896a p. 68). Offenbar bedarf es zu dieser Leistung eines besonderen, schiefen und asymmetrisch gerichteten Schichtsystems, das im vierzelligen Entoderm zu chemotaktischer Aktivität erwacht, und durch den angestrebten Ausgleich mit den paramedianen Zonen benachbarter Ventralzellen eben die Umordnung des Darmes zu bewirken hat. Da aber die spätere Schrägstellung der entodermalen Schwesternpaare nicht

selten bereits von den Teilungsspindeln der Mutterzellen „antizipiert" wird (zur Strassen l. c. p. 69; Boveri 1899 p. 408), so gewinnt die Möglichkeit Raum, daß eine Umdrehung der Zellen EI und EII gelegentlich um eine Stufe zu früh erfolgen könnte, oder daß das schiefe Schichtsystem sich doch im Innern der Blastomere vorzeitig bemerkbar macht. Derartiges mag auch bei unserem Riesen, dessen zweizellige Darmanlage zur kritischen Zeit mit den Vorbereitungen zur Mitose beschäftigt war, der Fall gewesen sein: dann trat vielleicht das schiefe Schichtsystem schon jetzt in Koordination mit dem paramedianen der anstoßenden Schlund-Mesodermzellen, mit dem es zufälligerweise in beinahe gleicher Flucht gelegen war, und übermittelte so die neue Medianrichtung den rückwärtigen Gliedern der Ventralfamilie.

Es lohnt wohl nicht, die Möglichkeiten, die hier gegeben sind, sowie entgegenstehende Bedenken bis an ihr letztes Ende durchzuprüfen; vor allem deshalb nicht, weil ja der ganze, komplizierte Vorgang infolge der mehrfach betonten Schwierigkeit, aus seiner Kausalität das Eingreifen günstiger Zufälle sicher auszuschließen, für prinzipielle Entscheidungen doch nicht in Frage käme. Wir haben jedenfalls gezeigt, daß auch das letzte und — falls es wirklich in allen Stücken aktiv geschah — bemerkenswerteste „Regulationsgeschehnis" einer Aufklärung durch Mittel der normalen Ontogenese keineswegs unzugänglich ist, und damit dürfen die Akten über den Musterriesen des zweiten Typus und seinesgleichen geschlossen werden. Echte Regulation haben wir in ihrer Entwickelung nirgends entdeckt.

6.

In den zuletzt analysierten Fällen zwang das von uns angewandte Prinzip, den Selbstordnungs-Etat der typischen Entwickelung mit Vorgängen neu zu belasten, die wir zwar ohne Kenntnis des Musterriesen wohl nicht direkt gefordert haben würden, deren nachträgliches Zugeständnis sich aber dennoch mit Gründen normaler Zweckmäßigkeit motivieren ließ. So ergab sich immer noch eine entscheidende Ersparnis gegenüber der Neueinführung echter, kausal selbständiger Regulation.

Etwas bedenklicher ist der Mehraufwand an typisch-selbstordnender Aktivität, den das letzte scheinbare Regulationsgeschehnis, das wir hier zu untersuchen haben, beanspruchen wird: die Umgruppierung und sortenweise Zusammenziehung der Blastomere, durch die der obere Keim des Dreifach-Zwillings aus zwei Ventralfamilien einen einheitlichen Rumpf zu stande brachte.

Allerdings, was zur unmittelbaren Durchführung des Geschehnisses benötigt wird, ist diesmal einfach genug. Wir brauchen nur anzunehmen, daß zur Zeit der „Regulation" eine isotrope Anziehung zwischen allen vorhandenen Darmzellen des Doppelleibes bestand, eine ebensolche zwischen sämtlichen Keimbahnzellen, zwischen den mesodermalen Elementen beiderlei Herkunft etc.; und daß diese attraktiven Tätigkeiten stark genug waren, um die Widerstände, die aus der individuell-selbstordnenden Wechselwirkung der blutsverwandten Zellen unter sich resultieren mußten, zu überwinden. Sobald wir aber fragen, woher kam diese nach Zellkategorien differenzierte Anziehungskraft, so merken wir, wie sehr sich die analytische Situation verändert hat. Zwei Möglichkeiten stehen, wie immer, zur Auswahl. Entweder trat die Attraktion der Zellensorten ad hoc in Erscheinung, eigens um zu regu-

lieren. Oder aber, die Anziehung, die wir brauchen, war ganz von selber da, weil sie den regelmäßigen Requisiten der Ascarisentwickelung zugehört: wenn nämlich am typischen Ascariskeim die Zellen einer jeden Organanlage, z. B. des Darmes, unter sich in einer besonderen Art chemotaktischer Wechselwirkung ständen, die sich von der aller übrigen unterscheidet und nur diese eine Sorte von Zellen zusammenzieht, so müßte eine fremde Darmzelle, die mit der gleichen Reizbarkeit ausgestattet in den Wirkungsbereich der Darmanlage gelangt, chemotaktisch herbeigeholt und den vorhandenen Zellen angegliedert werden; und hiermit würde das Verhalten der zwei Ventralfamilien unseres Dreifachzwillings dem Verständnisse eröffnet sein. Aber dieser bequeme und in den früheren Fällen bewährte Ausweg scheint uns diesmal versperrt. Es ist aus ökonomischen Gründen nicht glaubhaft, daß in der normalen Entwickelung die Zellen des Entoderms, die ohnehin dicht beisammen liegen und die durch die allgemeine komplexbildende Attraktion am Auseinanderfallen gehindert sind, obendrein noch mit einer besonderen, nur ihnen eigenen Attraktion aufeinander wirken sollten. Ebenso überflüssig scheint eine solche Spezialanziehung bei den Urgeschlechtszellen, oder für Schlund und Mesoderm. Und wenn demnach die Existenz einer sortenweise spezialisierten Anziehung im typischen Keim durch keinerlei unmittelbaren Nutzen motiviert werden könnte, — wäre es dann wohl erlaubt, die Annahme einer solchen normalen Wirkungsart lediglich damit zu begründen, daß eben im Verhalten des Dreifachzwillings ihre Tätigkeit offenbar geworden sei? Wäre das nicht einfach nur eine Umschreibung des Problems? Setzten wir nicht an Stelle der Regulation, deren Mitarbeit wir nicht zugeben wollen, einen anderen deus ex machina von ebenso großer Unwahrscheinlichkeit?

In den früher analysierten Fällen hätte ich ein so summarisches Verfahren wie die glatte Umdeutung eines „Regulationsgeschehnisses" in den direkten und einzigen Beweis für das Vorhandensein eines entsprechenden Normalvorganges, nicht zu empfehlen gewagt. Hier aber liegen die Dinge anders. Ich meine aus folgenden Gründen zur Weiterführung unserer Betrachtungsweise auf diesen extremsten Fall berechtigt zu sein.

Zunächst ist nicht zu verkennen, daß das Wertverhältnis der beiden konkurrierenden Möglichkeiten sich eigentümlich verschoben hat. Früher stand der Notwendigkeit, den typischen Keim mit neuen Selbstordnungsvorgängen zu belasten, als Tauschobjekt allemal eine Regulation von sozusagen bester Qualität gegenüber: eine solche, die an gründlich gestörtem Material in Erscheinung tritt und geradewegs zu normalen Verhältnissen überführt. Was aber bei unserem Dreifachzwilling geschah, das wäre, wenn es denn in der Tat als regulatorisch gelten soll, ein Regulationsprozeß von zweifelhafter Güte. Erst wurden gewisse interne Lagebeziehungen der beiden Ventralfamilien, die aus der Klüftung ganz vorschriftsmäßig hervorgegangen waren, zerstört; aber hatte das so gebrachte Opfer Erfolg? Was der Regulationsvorgang produzierte, der doppelzellige Rumpf nach Art der T-Riesen, ist ja doch wiederum monströs gewesen, und es bleibt mindestens ungewiß, ob das entstandene Gebilde den Zielen der typischen Formbildung überhaupt näher kam. Eine derartige „Regulation" als kausal selbständiges Geschehnis anzuerkennen, fällt uns natürlich besonders schwer. Wenn aber die Wahrscheinlichkeit der regulatorischen Auffassung unseres Falles gemindert ist, so sinkt die Wagschale zugunsten der normal-physiologischen.

Zweitens kommt natürlich der Umstand sehr in Betracht, daß die zu beurteilende Leistung des Dreifachzwillings nicht isoliert dasteht, sondern das letzte Glied einer sich

kontinuierlich ändernden Reihe wesensähnlicher Vorgänge bildet. Da aber in all den früheren Fällen Regulation mit Sicherheit ausgeschlossen werden konnte, so gewinnt die Annahme, es möchte diesmal nichts anderes sein, weiterhin an Berechtigung.

Endlich sprechen gewisse Tatsachen aus der Entwickelungsmechanik fremder Geschöpfe — der Ernst der Lage veranlaßt uns, auch solche heranzuziehen — gegen die Regulation und für das normale Vorhandensein einer nach Zellsorten differenzierten Anziehung bei Ascaris. Eine spezialisierte Wechselwirkung dieser Art ist nämlich anderwärts in überraschend weitem Kreise nachgewiesen worden. Man hatte seit langer Zeit bemerkt, daß bei Doppelmißbildungen gleichnamige Organe miteinander zu verschmelzen pflegen, als zögen sie einander an, — eine naheliegende Vorstellung, die neuerdings durch die experimentellen Arbeiten von Born (1894, 1895, 1897), Joest (1897) und Anderen (s. auch Rabes, 1901) wesentliche Unterstützung gefunden hat. Roux (1896 p. 459) sprach zuerst die Ansicht aus, daß Vorgänge dieser Art auf Cytotropismus der morphologisch gleichwertigen Zellen beruhen möchten. Ferner hat Rhumbler (1899 p. 83) an Tritonblastulis eine elektive Tendenz der Ektodermzellen, sich zu sammeln, wenn sie zerstreut worden waren, und sich dicht aneinanderzuschließen, experimentell dargetan und zur Erklärung gleichfalls den Cytotropismus herangezogen. Und über die spezielle Physiologie des Vorganges äußert er eine ansprechende Idee, die, wenn sie begründet ist, der gegenseitigen Attraktion gleichartiger Zellen den Rang einer fast universellen Erscheinung verschaffen müßte.

Nach alledem kann die Entscheidung des vorliegenden Falles wohl nicht mehr zweifelhaft sein. Wir leugnen auch diesmal die Existenz einer selbständigen Regulation und erblicken in dem Verhalten des Dreifachzwillings lediglich einen Beweis — in der Tat den einzigen — für das Vorhandensein eines isotropen, nach Zellkategorien verschiedenen Cytotropismus im typischen Ascariskeim.

7.

Unser Gesamtergebnis aber ist folgendes. Die außernormalen, aktiven, typisch formbildenden Zellverschiebungen, die wir in der Geschichte der Ascaris-Riesen in einiger Häufigkeit angetroffen haben, sind keine Regulationen. Physiologisch betrachtet stellt keine einzige von ihnen ein Novum für die Entwickelung dar; denn die Mittel ihrer Durchführung gehören allemal von Anfang bis zu Ende in das gewöhnliche Instrumentarium der Ascarisontogenese: typisch selbstordnende Leistungen, deren programmäßige Aufgabe nicht in der Herstellung neuer, sondern in der Aufrechterhaltung gegebener Situationsverhältnisse besteht, so daß ihr Wirken am normalen Keim nicht in der Form von Dislokationen ohne weiteres erkennbar wird, gelangen durch etwas veränderte Bedingungen zu sichtbarer Betätigung. Das ist alles. Und sehr wahrscheinlich wird sich nicht einmal mit Hilfe dieses äußerlichen, deskriptiven Kriteriums eine Grenze zwischen der typischen und der außernormalen Art des Ablaufs konstruieren lassen. Auch an den völlig normalen Keimen geschieht es durch rhythmische oder sonstige Variationen wohl hie und da, daß Blastomere, die zum aktiven Verharren in einer bestimmten Gruppierung berufen sind, von ihrer vorgeschriebenen Stellung — besonders während der Mitose — um eine Kleinigkeit abgedrängt werden: der Mechanismus des „Verharrens“ führt sie dann durch eine minutiöse Dislokation an ihr typisches Ziel.

Wenn wir uns also weigern, außernormale Vorgänge, die mit Geschehnissen der typischen Entwickelung so eng verbunden, in physiologischer Hinsicht sogar identisch sind, als „Regulationen" in eine besonders abgegrenzte Kategorie zu verweisen, — so geraten wir in Widerspruch mit Driesch. Es geschah nämlich in der jetzt abgeschlossenen Erörterung durchaus nicht zum ersten Male, daß typisch formbildende, dem deskriptiv-normalen Programm aber fremde Vorgänge gänzlich auf die Faktoren der regelrechten Entwickelung zurückgeführt werden konnten. Schon 1896 hat Driesch in seiner Schrift über die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen bei Echiniden einen hübschen und ungemein klaren Fall dieser Art mitgeteilt. Schüttelt man die Seeigelblastula, bis die Mesenchymzellen von ihrer Bildungsstätte hinweg sich regellos durch das Blastocöl zerstreuen, so gruppieren sich die versprengten Elemente dennoch, wie in der typischen Entwickelung, zur vorgeschriebenen Zeit an zwei bilateral gelagerten Sammelplätzen. Es ist natürlich klar, daß sie hierbei durch ganz den gleichen, von zwei beschränkten Ektodermbezirken ausgehenden, isotropen Richtungsreiz geleitet werden, der die Zellen des Mesenchyms bei ungestörtem Entwicklungsverlauf in ihre bilaterale Gruppierung überführt. Von der abnormen Anfangslage abgesehen, ist also bei den geschüttelten Keimen nichts Neues hinzugekommen, jedenfalls gar nichts Physiologisches: der Vorgang verläuft zur typischen Zeit, mit typischen Hilfsmitteln und Resultaten. Dennoch bezeichnet Driesch das selbstverständliche Geschehnis als Regulation! —

Wenn man weiß, wie lebhaft Driesch gegen unnütze Aufstellung und unscharfe Umgrenzung von Sammelbegriffen zu protestieren pflegt, so kann man sich hierüber wundern. Aber des Rätsels Lösung liegt wohl in folgendem. Natürlich hat Driesch den tiefgreifenden Unterschied, der zwischen dem Verhalten seiner Mesenchymzellen und echt regulatorischen Vorgängen, wie etwa die Regeneration der Tritonlinse vom Irisrande aus, besteht, sehr wohl bemerkt. Er hat ihm sogar durch eine besondere Benennung theoretisch Rechnung getragen, indem er alle „Regulationen", die mit den Hilfsmitteln der normalen Entwicklung vollzogen werden, als „primäre", später auch als „implicite" (1901 p. 74) den sekundären oder expliciten gegenüberstellt, bei denen fremde Faktoren Verwendung finden. Aber in praxi stößt er bei dem Versuche, das eine Gebiet vom andern deutlich abzugrenzen, auf Schwierigkeit. Da ihm nun aus spekulativen Gründen an der Aufrechterhaltung eines selbständigen, umschriebenen Reiches der Regulationen gelegen ist, so entschließt er sich nicht, den Namen „Regulation" auf diejenigen Vorgänge zu beschränken, in denen der normalen Ontogenesis fremde, wahrhaft regulatorische Mittel eine Rolle spielen, was doch das nächstliegende gewesen wäre; sondern er nimmt Geschehnisse, die, wie die Ordnung des versprengten Seeigelmesenchyms, sich lediglich deskriptiv von der normalen Entwickelung unterscheiden, mit herein.

Ich halte dieses Vorgehen Drieschs nicht nur für unzweckmäßig, indem der terminus technicus „Regulation" des physiologischen Sinnes, den er ursprünglich besaß, dadurch ganz entkleidet wird, sondern auch methodologisch für anfechtbar. Denn wenn es zur Zeit nicht gelingt, zwischen den sekundären und primären „Regulationen" eine scharfe Grenze zu finden, so ist der Übergang von den letzteren zu normalen Geschehnissen noch weit unmerklicher, vor allem aber, er liegt auf klar überschautem Gebiet: wir wissen, hier besteht keine Grenze. Nun wird man sich zwar durch den Übelstand, daß der regulatorische

Bezirk weder an dieser noch an jener Stelle scharf abgesetzt werden kann, nicht gleich zur Preisgabe des Regulationsbegriffes bestimmen lassen; besser eine Gruppierung mit ungewissen Grenzen, als gar keine. Aber es ist doch nicht erlaubt, den provisorischen Grenzpfahl mitten in das wohlbekannte, zusammenhängende Terrain, in dem das ausschließliche Walten der normalen Formbildungsursachen nachgewiesen ist, hineinzupflanzen.

Bleiben wir also in Zukunft lieber bei unserer Betrachtungsweise. Wir nennen jeden außernormalen, typisch formbildenden Vorgang so lange „Regulation", als seine Zurückführung auf rein normale Faktoren nicht gelingt. Unsere ökonomische Aufgabe aber ist, möglichst viele von diesen Geschehnissen als lediglich deskriptiv veränderte Wirkungen normal-physiologischer Ursachen aufzudecken. Tief eindringende Analyse der normalen Formbildung muß der Weg zu diesem Ziele sein. Und unser glücklicher Erfolg bei Ascaris, wo Vorgänge von äußerst „regulatorischem" Ansehen als schlichte Normalwirkungen — allerdings komplizierter Art — entlarvt werden konnten, berechtigt zu der Hoffnung, daß eine fortschreitende Einengung des Regulationsgebietes auch anderwärts gelingen werde. — Im „Allgemeinen Teile" meiner Schrift findet sich ein Versuch zur weiteren Förderung dieser in prinzipieller Hinsicht so überaus wichtigen Angelegenheit.

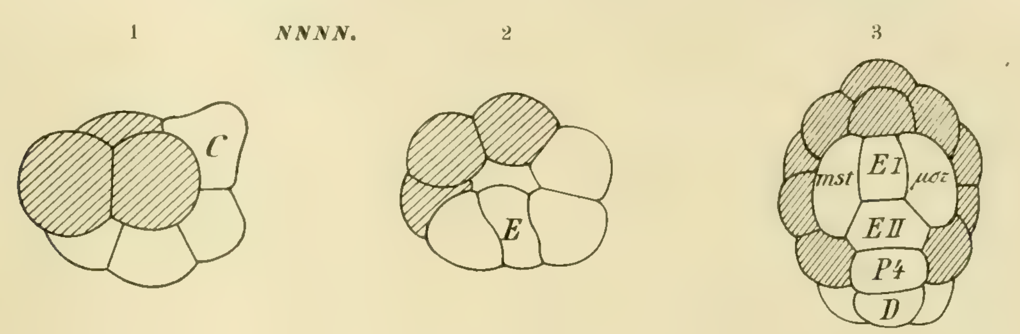
II. Spezialgestaltung.

1.

Als zweite der eng verbundenen Geschehensarten, die da bewirken, daß der Ascariskeim in zahlreichen Einzelheiten sich von der Konfiguration eines Seifenschaumes entfernt, bezeichneten wir am Anfange dieses Kapitels die celluläre „Spezialgestaltung". Wären nur die Faktoren der Komplex- und Epithelbildung in Tätigkeit, so müßten die Zellen durchweg isometrisch, d. h. nach allen Richtungen hin — soweit die Polyedrie es erlaubt — von ungefähr gleicher Ausdehnung sein. Dies aber trifft nicht zu. Es gibt im normalen Ascariskeim Zellen, die in geringem oder höherem Grade, zeitweilig oder dauernd anisometrisch, ja selbst völlig irregulär gestaltet sind. Und wir beginnen mit einer gedrängten Übersicht des deskriptiven Bestandes aller solcher Spezialgestalten.

Ordnen wir die vorhandenen Abweichungen zunächst nach dem G r a d e ihrer Anisometrie, so ist der primitivste Fall natürlich der, daß die Zelle nach einer einzigen Dimension anisometrisch wird, indem sie sich entweder stabförmig verlängert oder zur Platte verkürzt. Axiale V e r l ä n g e r u n g zeigt im Stadium IV die Mittelzelle des T-Stammes, EMSt, beim ersten Einsetzen des Dislokationsvorganges; ferner die Zelle P_3 der nächstfolgenden Stufe. Auch die sonderbar aufgerichtete Kegelform der Schwanzzelle C gehört hierher (Fig. XXXX 1). Der ausgewachsene Wurm enthält im Epithel des Darmes und Genitalrohres massenhaft Zellen von einachsig verlängerter Spezialgestalt. — Plattenförmige V e r k ü r z u n g ist ebenfalls nicht selten. Sie findet sich sehr ausgeprägt an der Urdarmzelle E und ihren beiden Töchtern (Fig. NNNN 2 u. 3), überhaupt bei Zellen, die zum Versinken in die Tiefe bestimmt, oder bereits versunken sind; so auch bei den ins Innere gerückten Elementen des jungen Mesoderms. Andererseits zeigt sich die Urgenitalzelle P_4 ebenfalls deutlich verkürzt und zwar

im gleichen Sinne, wie die Darmzellen (Fig. NNNN 3). Auf älteren Stufen nehmen mancherlei peripher gelagerte Zellen die Form flacher, regelmäßig umgrenzter Scheiben an. — Sodann gibt es Furchungszellen, bei denen die anisometrische Gestaltveränderung zwei zueinander rechtwinklige Achsen ergreift: die Glieder der oft erwähnten kaudalen Doppelreihe (Fig. EEEE, p. 216) sind einerseits senkrecht zur Keimesoberfläche plattgedrückt, andererseits innerhalb dieser Plattenrichtung quer verlängert, so daß sie bandförmig werden. —



1 Normales Stadium VIII von links. 2 Stadium XII im Medianschnitt, 3 Stadium XVI—XXIV von vorn.

Noch komplizierter ist die Spezialgestalt der Schwesterzellen mst und μστ (Fig. NNNN 3). Diese stehen mit ihrer flachen, gestreckten und eigentümlich geschweiften Halbmondform in auffallendem Gegensatze zu den übrigen, regelmäßig umgrenzten Elementen ihres jungen Stadiums. — Einer der merkwürdigsten und für die Ontogenese wichtigsten Fälle ist die scharfe, seitwärts aus der Medianebene hinaus gerichtete Krümmung der Mittelzelle EMSt, die sich zuvor axial verlängert hatte. Im Stadium VIII wiederholt P_3 die gleiche Gestaltveränderung, freilich unter Umständen, die den Vorgang am normalen Keim nicht leicht erkennen lassen, innerhalb der Mittelebene. — Die allerkompliziertesten Spezialgestalten aber finden sich an älteren Larven und fertigen Würmern. Hier schafft die histologische Differenzierung in Drüsen- und Nervenzellen, Muskeln und Spermatosomen Gebilde, an denen jeder Versuch, sie geometrisch zu charakterisieren, hoffnungslos zu schanden wird.

Auch hinsichtlich ihrer Dauer unterscheiden sich die in Frage kommenden Formveränderungen. Einige treten nur ganz vorübergehend auf, z. B. die Streckung und danach folgende Krümmung der Zellen EMSt und P_3; andere Spezialgestalten, wie die plattenartige Verkürzung der ersten Darmblastomere, dauern längere Zeit; sie verschwinden erst, wenn die Zelle unter isometrischer Rundung zu einer neuen Mitose übergeht. In flachgedrückten Epithelschichten älterer Stadien erhält sich die Anisotropie auch während der Klüftung, d. h. von Generation zu Generation. Und bei den definitiven, zu weiterer Teilung nicht fähigen Gewebezellen ist die Spezialgestalt eine durchaus dauernde.

2.

Die analytische Bearbeitung dieses deskriptiven Tatsachenmaterials hat aus Sparsamkeitsgründen, wie immer, von dem Versuche einer rein mechanischen Erklärung auszugehen. Hierzu bietet sich, wenigstens für den größten Teil der fraglichen Phänomene, eine verführerische Gelegenheit. Da die Zellkörper weich und plastisch sind, so steht von Haus

aus der Annahme, daß sie durch exzessiven Druck in einer bestimmten Richtung komprimiert oder durch Zug gedehnt und selbst verbogen werden könnten, wohl nichts im Wege. Es brauchten nur im Ascariskeim konstante und genügend starke, vor allem aber typisch ungleiche Druck- und Zugwirkungen vorhanden zu sein. — Gibt es denn solche?

Als von der Komplex- und Epithelbildung samt ihren isometrischen, dem Plateauschen Prinzip entsprechenden Zellgestalten die Rede war, da wurde eine allgemeine und unbeschränkte Gleitfähigkeit der Blastomere vorläufig vorausgesetzt. Jede Einzelzelle strebt — so lautete unsere Hypothese — für sich nach kugeliger Rundung; die Attraktion der Gesamtheit zwingt sie jedoch, polyedrische Form mit Ecken und Kanten anzunehmen. Da nun der Grad dieser zwangsweisen Deformation von der Lage der Nachbarzellen abhängig ist, übermäßige Schärfe der Kanten und Spitzen also durch eine entsprechende Ortsveränderung der Zelle gemildert werden kann, so gleiten die Blastomere, bis durchweg ein Mittelmaß der Polyedrie, ein Gleichgewicht aller noch unbefriedigten Rundungstendenzen erreicht worden ist. In einem derartig beschaffenen Zellsysteme könnte eine irgendwie entstandene lokale Druckdifferenz, die eine oder mehrere Zellen über das allgemeine Maß hinaus deformiert, sich höchstens vorübergehend erhalten: der Überdruck verschwände ganz von selbst in der gleitfähigen Umgebung. Allein wir wissen neuerdings, daß die Voraussetzung einer unbeschränkten Gleitfähigkeit für viele Punkte des Ascariskeimes nicht gilt. Zahlreiche Blastomere, ja ganze Zellfamilien sind durch die Mechanismen des „Verharrens" in eine bestimmte, dem Plateauschen Prinzip durchaus nicht entsprechende Gruppierung gebannt und können daraus nicht entweichen. Andere Zellen führen prinzipwidrige Konfigurationen durch aktive Ortsveränderung zwangsweise herbei. Und es ist klar, daß die ursprünglich angenommene Fähigkeit des Zellkomplexes, lokal auftretende Druckdifferenzen gleichmäßig auf das System zu verteilen, durch die Gegenwart aktiv geordneter, gleitunfähiger Gruppen vermindert und stellenweise aufgehoben wird. Lokal verstärkte Spannung kann jetzt entstehen, ohne sogleich zu verschwinden. Damit aber rückt die Annahme, daß typisch-anisometrische Zelldeformation durch Druck und Zug der Nachbarschaft verursacht werde, durchaus in den Bereich der apriorischen Möglichkeit.

Prüft man darauf von Fall zu Fall, ob die besondere mechanische Einwirkung, die die Spezialgestalt einer bestimmten Zelle erklären könnte, auch wirklich zu Gebote steht, so findet man die Sachlage oft ungemein suggestiv in bejahendem Sinne. Daß die seitlich komprimierten Zellen der Mesodermanlage und anderer versunkenen Gruppen ihre Anisometrie dem Drucke der links und rechts angrenzenden, durch Selbstordnung in ihrer Lage festgehaltenen Keimbezirke verdanken, erscheint so selbstverständlich, daß keiner von den deskriptiven Autoren ein Wort darüber verliert. Die plattenförmige Verkürzung der Urdarmzelle haben Zoja (1896 p. 252) und versuchsweise ich selbst auf einen von vorn und hinten wirkenden Druck bezogen, der sich aus der stattgehabten Umordnung im Bereiche des dorsalen Ektoderms ganz wohl ergeben konnte. Die kaudale Doppelreihe erweckt durch ihr aktives Zusammenrücken in eine einzige und doch nur wenig längere Mediankolonne den begründeten Verdacht, daß sie Widerstände in longitudinaler Richtung überwunden hat und dauernd unter Druck verbleibt: dann kann die spangenartige Deformation ihrer Zellen durch eben diesen Druck passiv verursacht sein. Auch liegt es ziemlich nahe, zu denken, die

Kegelgestalt der Schwanzzelle C werde durch allseitigen Andrang der Nachbarinnen, oder die sonderbare Halbmondform der Zellen mst und *μστ* durch die Skulptur der festgefügten Unterlage, worauf sie ruhen, mechanisch bedingt. Daß die Zellen der ektodermalen Hautschicht sich plattenartig verdünnen, obwohl doch ein Gegendruck von außen bestimmt nicht vorhanden ist, macht einer rein mechanischen Deutung ebensowenig Schwierigkeit: aktive Selbstordnung könnte die Anzahl der oberflächlich gelegenen Zellen gewaltsam reduziert und so die übrig bleibenden durch tangentialen Zug zu scheibenförmiger Ausdehnung gezwungen haben. Ja selbst die Streckung und Krümmung der Zelle EMSt erlaubt zur Not, wie ich in meiner deskriptiven Arbeit (1896a p. 163) mich darzulegen bemühte, eine mechanische Hypothese: wenn die unterste Zelle der T-Figur, P_2, sich aktiv vom Ektoderm zu entfernen strebte, so würde die dazwischen liegende Mittelzelle axial in die Länge gereckt; und träte dann plötzlich ein Umschwung der cytotaktischen Wirkungen ein, indem P_3 nunmehr nach aufwärts und hinten gezogen würde, so könnte die knieförmige Verbiegung der gedehnten Mittelzelle wiederum mechanische Folge sein.

Nur die kompliziertesten Fälle von Spezialgestaltung lassen bei deskriptiver Beurteilung die Annahme mechanischer Bewirkung nicht zu. Daß eine Muskel- oder Ganglienzelle mit ihren mancherlei Ausläufern und Anhängseln, ein „büschelförmiger Körper“ oder eine der seltsam modellierten, von Goldschmidt beschriebenen Arkadenzellen durch Druck und Zug passiv geformt sein sollte, ist a priori ausgeschlossen; und zwar um so sicherer, als diese Gebilde infolge der eigentümlich spongiösen Beschaffenheit des Ascarisleibes nicht einmal ringsum mit festen Teilen in Berührung stehen, sondern mehr oder minder frei im lockersten Mesenchym gelegen sind. Die Spermatosome erhalten ihre endgültige Spezialgestalt sogar im Zustande vollkommener Freiheit. Hier wie in den anderen histologischen Fällen müssen unbedingt aktive Leistungen der Zelle selber im Spiele sein.

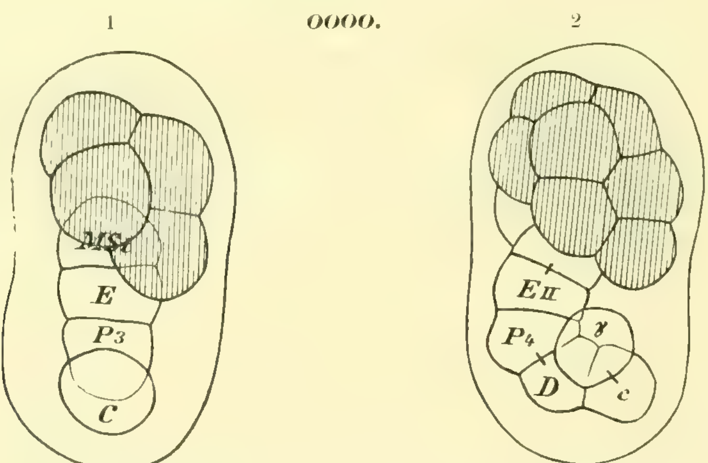
3.

Wenn also schon der deskriptiv-normale Tatbestand uns zwingt, die Möglichkeit einer aktiv anisometrischen Selbstformung von Einzelzellen zuzugeben, so macht die Geschichte der Riesen durch unsere ökonomische Hoffnung, wenigstens einen großen Teil der Spezialgestalten mechanisch erklären zu können, gleichfalls einen Strich: die typische Anisometrie bestimmter Furchungszellen kehrt — soweit überhaupt Kontrolle möglich war — bei den T-Riesen wieder.

Betrachten wir die experimentell geprüften Fälle in der Reihenfolge der Entwickelung, so führt das Schicksal der Riesen gleich beim ersten und wichtigsten Ereignisse: der wechselnden Spezialgestalt der Zelle EMSt, den a priori von uns aufgestellten mechanischen Erklärungsversuch ad absurdum. Zwar läßt sich die Annahme, daß die Mittelzelle eines Riesen, die sich im überreichlichen Raume der Doppelschale sogar weit auffallender in die Länge streckt, als am normalen Keim, durch den Zug der abwärts drängenden untersten Zelle passiv gedehnt worden sei, nicht unmittelbar widerlegen; aber sie verliert durch den Umstand, daß auch die unterste Zelle selbst, die den Vorspanndienst leisten sollte, sich bei den Riesen kräftig zu verlängern pflegt, jedes ökonomische Interesse und alle Wahrscheinlichkeit. Offenbar tritt an beiden Schwesterzellen gleichzeitig aktive Streckung ein; ein Vor

gang, der in der engen Kugelschale des normalen Keimes nur abgeschwächt zur Geltung kommt, und bei der Zelle P_2 oft kaum zu bemerken ist. Und daß die spätere Krümmung der gestreckten Mittelzelle nicht passiv durch eine veränderte Zugrichtung der Zelle P_2 geschieht, folgt ohne weiteres aus dem Verhalten unseres zweiten Musterriesen (Taf. III, Fig. 21): dessen Mittelzelle krümmte sich ja in typischer Weise auf eigene Faust, und bewies damit die kausale Unabhängigkeit ihrer Spezialgestalt von der Bewegungsrichtung ihrer zurückgebliebenen Schwesterzelle.

Im Stadium VIII wiederholt P_3 den Streckungs- und Krümmungsprozeß sowohl in der typischen Ontogenesis, als auch bei allen T-Riesen (Taf. I, Fig. 2 u. 3). War es doch überhaupt erst die Riesengeschichte, durch die unsere Aufmerksamkeit auf das normale Vorhandensein des wichtigen, am regelrecht geordneten Keim aber schwer erkennbaren Vorganges gelenkt worden ist. Natürlich fällt auch für diese Spezialgestalt jeder mechanische Deutungsversuch hinweg. Die Zelle P_3 kann durch den „Zug" der Schwanzzelle weder in die Länge gereckt, noch verbogen sein; denn diejenigen Keimbezirke, von denen in der normalen Entwickelung ein richtender Reiz auf die Bewegungen der Schwanzzelle einwirken könnte, sind ja bei T-Riesen viel zu weit entfernt. Also bewirkt die Zelle P_3 aktiv ihre doppelte Gestaltveränderung.



T-Riesen im Stadium VIII (1) und XVI (2). Nach dem Leben.

Auch die axiale Verkürzung der Urdarmzelle E vollzieht sich bei T-Riesen unter Bedingungen, die unsere frühere Annahme, es handle sich dabei um longitudinale, mechanisch verursachte Kompression, sogleich aufs bündigste widerlegen. Exzessiver Druck in der Längsrichtung könnte vielleicht am typischen Embryo durch die Selbstordnung des Ektoderms, mit dem die Ventralfamilie an beiden Enden in Berührung steht, verursacht sein. Bei den T-Riesen aber liegt die ventrale Zellensäule frei. Und wenn die Urdarmzelle sich dennoch oft in demselben Grade verkürzt, wie in der normalen Ontogenesis (Fig. OOOO 1, ferner p. 20), so besteht an der aktiven, physiologischen Bewirkung dieser Spezialgestalt nicht der geringste Zweifel. Ganz das gleiche gilt im nächstfolgenden Stadium für EI und EII, sowie für die Urgenitalzelle, die sämtlich bei T-Riesen die vorschriftsmäßige axiale Verkürzung ohne jede Möglichkeit einer mechanischen Kompression produzieren können (Fig. OOOO 2).

Die Schwanzzelle C erhält ihre Kegel- oder Birnenform bestimmt nicht — wie man bei deskriptiver Beurteilung glauben durfte – durch den allseitigen Druck ihrer aktiv geordneten Nachbarinnen; denn an dem p. 200 geschilderten Riesen fand sich die gleiche sonderbare Spezialgestalt trotz wesentlich veränderter Nachbarschaftsverhältnisse. Und daß die Halbmondform von mst und μστ mit der Skulptur der Unterlage in Wirklichkeit nichts zu schaffen hat, ist durch die Geschichte unseres Musterriesen vom zweiten Typus, wo diese Blastomere stark deplaciert und dennoch typisch gestaltet waren (Taf. III, Fig. 38), deutlich bewiesen worden.

Weiter reicht mein experimentelles Material, da von der Gastrulationsperiode ab die genealogische Analyse der T-Riesen aufhört zuverlässig zu sein, zur Zeit noch nicht. Ich kann nicht sicher entscheiden, ob die seitlich komprimierte Form der versunkenen Mesodermelemente rein passiv durch Druck entsteht, oder ob vielleicht die Zellen sich selber eine Gestalt verschaffen, die für das Eindringen in schmale Räume günstig ist. Auch finde ich diejenigen Zellen der Oberflächenschicht, die sich an älteren Keimen in dünnes Plattenepithel verwandeln, bei T-Riesen nicht einzeln wieder, weiß also nicht bestimmt, ob die Spezialgestalt jener Zellen bei einer Veränderung der Konfigurations- und Druckzustände auftritt oder verschwindet. Ebenso bleibt leider ungewiß, ob die Zellen der vielgenannten kaudalen Doppelreihe sich während des Einrückens in die Medianlinie aktiv in querer Richtung verlängern, oder ob wirklich ein longitudinaler Druck vonnöten ist, um ihre schmale Spangenform mechanisch herbeizuführen. In allen drei Fragen spricht jetzt die größere Wahrscheinlichkeit für aktiven Ursprung der Spezialgestalt. Und ich kann immerhin erwähnen, daß ich bei vielen älteren T-Riesen zwischen Haut und Darm mesodermähnliche Zellengruppen von platter Form gefunden habe; daß ferner bei allen in leidlicher Gesundheit zu höherer Stufe entwickelten Individuen regionenweise Abflachung gewisser oberflächlich gelegener Zellen geschieht, die dem normalen Hautepithel genealogisch recht wohl entsprechen könnten.

Wie dem auch sei: bei sämtlichen in jüngeren Stadien vorkommenden Fällen von anisometrischer Zellgestalt ist jedenfalls die Nichtbeteiligung mechanischer Faktoren, d. h. die aktive Natur des Geschehnisses einwandfrei festgestellt. Und da die Bildung der histologischen Spezialgestalten vom Ausgang der Ontogenesis bereits auf deskriptive Gründe hin als aktiv bezeichnet werden konnte, so überblicken wir jetzt das ausgedehnte Wirkungsfeld einer neuen und hochbedeutsamen Geschehensart im Ascariskeim: der aktiven Spezialgestaltung von Einzelzellen.

4.

In aller gebotenen und durch die gesammelte Erfahrung zum Glück auch ermöglichten Kürze besprechen wir noch, wie denn der Mechanismus der neuen Geschehensart beschaffen sei.

Was zunächst die Fähigkeit der aktiven Gestaltveränderung an sich betrifft, so genügt für unsere Zwecke der Nachweis, daß jene als eine besondere Form der amöboiden Bewegung begriffen werden kann. Bewegung und Gestaltung sind ja auch im Reich der niedersten freien Zellen, der Sarkodinen, ein und dasselbe Problem. Wie die ruhende

Amöbe, indem sie zur Bewegung übergeht, ihre Kugelgestalt durch tiefgreifende Verschiebung und Strömung ihrer Plasmateile in eine oblong gestreckte, gelappte oder strahlig verzweigte, immer aber charakteristische Eigenform verwandelt, so können auch im Plasmaleib einer Ascariszelle aktive Umlagerungen vor sich gehen, die eine Verlängerung, Verkürzung oder sonstige Differenzierung der isometrischen, d. h. von Haus aus kugelrunden Zellgestalt zur Folge haben. — Daß wir die kugelige Ausgangsform, die bei Amöben als rein mechanisches Ergebnis der homogenen Oberflächenspannung gilt, bei Ascaris bereits als eine aktive Leistung betrachten mußten, macht keinen wesentlichen Unterschied.

Tritt die Formwandlung einer Ascariszelle nur vorübergehend auf, wie die Streckung und Krümmung der Zellen EMSt und P_3, so ist die Vergleichbarkeit des Geschehens mit amöboider Bewegungsweise eine unbeschränkte. Wenn aber die amöboid erreichte Spezialgestalt sich längere Zeit — wie in der Darmanlage — oder gar dauernd erhält, wie bei den histologisch differenzierten Gewebezellen, kommt sehr wahrscheinlich noch ein weiterer Faktor hinzu: zeitweilige oder dauernde Gerinnung eines Teiles des plasmatischen Wabenwerkes, so daß ein inneres elastisches Gerüst die Aufrechterhaltung der Form garantiert. Koltzoff (1903) und Gurwitsch (1904 p. 21) haben für andere Zellen von permanenter Spezialgestalt die Notwendigkeit innerer Stützgerüste hervorgehoben.

Wichtiger ist für uns die Frage nach denjenigen Ursachen, die da bewirken, daß die aktive Spezialgestaltung der Ascariszellen — mit Ausnahme der freigewordenen Spermatosome — allemal typische Richtungen zum Gesamtkörper innehält. Warum verlängert sich die Zelle EMSt vertikal, die Schwanzzelle C radiär nach außen, warum nimmt die Urdarmzelle die Form einer transversal gelagerten Platte an, wie kommt es, daß eine Bindegewebs- oder Ganglienzelle mit ihren langen und komplizierten Fortsätzen die vorschriftsmäßigen Kontaktverhältnisse an typischen Orten zu finden vermag? A priori könnte der Grund jeder derartigen Richtungsbestimmung außerhalb der Zelle oder innerhalb gelegen sein. Es läßt sich erstens denken, daß die mit der Fähigkeit anisometrischer Selbstgestaltung ausgerüstete Zelle zu ihrer typischen Orientierung im Keim eines taktilen oder chemischen Reizes aus ihrer typisch geordneten Nachbarschaft bedarf: in der Richtung dieses Reizes produziert sie jene inneren Ströme, die die Verlängerung, Verkürzung oder sonstige Umgestaltung ihres Leibes zur Folge haben. So liefert vielleicht die Berührungsfläche EMSt|P_2 den Richtungsreiz für die abwärts gewendete Verlängerung der Mittelzelle; oder die epithelialen Hautschichtzellen älterer Keime dehnen sich scheibenartig in der Richtung des sie ringsum treffenden Kontaktreizes ihrer Nachbarinnen, d. h. tangential. — Andererseits besteht die Möglichkeit, daß innerhalb einer Zelle alle jene Komplikationen vorhanden sind, durch die nicht nur die aktive Formveränderung an sich ermöglicht, sondern auch ihre Richtung nach der typischen Vorschrift geleitet wird.

Im Lichte des ökonomischen Prinzipes stellt sich die apriorische Wahrscheinlichkeit der einen und der anderen Hypothese wie folgt. Wenn die Richtung, in der die Formveränderung einer Zelle vor sich geht, scharf und sichtbar in der Umgebung markiert ist, z. B. durch die Lage einer zweiten Zelle, einer Kontaktfacette oder ähnlichem, wovon ein Richtungsreiz geliefert werden könnte, während man andererseits innerhalb der sich gestaltenden Zelle eine entsprechende Differenzierung nicht kennt und eigens fordern müßte, — dann ist natürlich die Annahme äußerer Reizbestimmung sparsamer, d. h. wahrscheinlicher. Daß

eine junge Ganglienzelle mit ihren Fortsätzen Anschluß an weit entfernte Punkte gewinnt, ist nicht besonders erstaunlich, sobald ihre Selbstgestaltung durch Richtungsreize von jenen typischen Punkten aus gelenkt und zu sich hingezogen wird. Müßte sie ihre Ziele ohne solche Hilfe von außen erreichen, so würde ein sehr erheblicher Mehraufwand an innerer Komplikation Voraussetzung sein. Anders, wenn etwa die Richtung der äußeren Formveränderung mit einer nachweisbar vorhandenen inneren Differenzierungsrichtung zusammenfällt: dann wäre die Annahme einer rein internen Kausalität mindestens ebenso sparsam als die von äußeren Richtungsreizen. Und überblicken wir jetzt die Fälle, für die eine solche Möglichkeit bei unserer beschränkten Kenntnis der inneren Strukturen allein in Frage kommt, d. h. die wenigen Spezialgestaltungen der jugendlichen Stadien, so stehen wir dem recht bemerkenswerten Faktum gegenüber, daß eine solche Richtungsgleichheit der äußeren Anisometrie mit inneren Differenzierungen nicht etwa selten, sondern zumeist, am Anfang der Ontogenese sogar ausnahmelos gefunden wird. Gewiß läßt die vertikale Streckung der Zelle EMSt die Annahme zu, daß genau von unten, nämlich von ihrer Schwester P_2, ein Reiz zur Verlängerung in dieser Linie an sie herangetreten sei. Aber indem die Mittelzelle sich so verhielt, hat sie zugleich die Richtung ihrer eigenen, vertikal gestellten Primärachse eingehalten; und diese innere Achsenrichtung ist, wie wir aus dem Kapitel der Spindelstellungen wissen, strukturell differenziert. Für die Streckung der untersten Zelle selber gilt das gleiche. Nicht minder aber auch für die axialen Verkürzungen der Blastomere E, EI und EII, P_4, die sämtlich mit der Richtung der von Haus aus senkrechten, inzwischen aber horizontal gewordenen Achsenstruktur der Ventralfamilie zusammenfallen. Wenn sich bestätigt, daß die seitlich komprimierte Spezialgestalt der versunkenen Mesodermzellen und die quere Spangenform der Kaudalreihe aktiv hervorgebracht werden, so steht uns, um die typische Orientierung dieser Vorgänge zu erklären, das sicher nachgewiesene paramediane Schichtsystem der Ventralfamilie mindestens eben so wohlfeil zu Gebote, als irgend ein äußerer Richtungsreiz.

Besonders wichtig und ökonomisch wertvoll aber ist die sich bietende Möglichkeit, auch die typisch gerichteten Krümmungen der Zellen EMSt und P_3, für die schon am normalen Embryo äußere sichtbare Richtungspunkte, die einen Reiz entsenden könnten, kaum aufzufinden sind, zwanglos auf nachgewiesene innere Differenzierung zurückzuführen. Wenn die Zelle P_3 im Stadium VIII sich dorsalwärts und zwar genau in der Mittellinie emporbiegt, so kann die richtende Ursache der die Formwandlung bedingenden inneren Plasmaströme in jener horizontalen, von unten nach oben differenzierten Schichtung, die für die ganze Ventralfamilie, also auch P_3, erwiesen ist, gelegen sein (vgl. p. 218). Diese selbe, am achtzelligen Embryo horizontal gelagerte Differenzierung steht im T-förmigen Stadium IV noch aufrecht und so gegen den späteren Zustand gedreht, daß die künftige Dorsalseite des T-Stammes an seiner einen Flanke zu suchen ist; und zwar entspricht sie, wie wir kürzlich (p. 219) nachgewiesen haben, derjenigen Seitenfläche, nach der die Schwenkung des unteren Paares, d. h. die Krümmung der Mittelzelle EMSt von statten geht. Wir kennen also nicht nur eine von links nach rechts durchgehende Differenzierung der Mittelzelle, die zu quer gerichteten inneren Strömungen und seitlicher Verbiegung den Anlaß geben könnte; sondern diese Differenzierung wäre genau die gleiche, die auch der Krümmung der Zelle P_3 zugrunde liegt. Und offen-

bar müßte eine solche Möglichkeit, zwei äußerlich übereinstimmende Geschehnisse auf einen und denselben Mechanismus zurückzuführen, überaus sympathisch sein.

Fassen wir jetzt das Ergebnis unserer Wahrscheinlichkeitsberechnung a priori zusammen, so gibt es Fälle der Spezialgestaltung, bei denen die Annahme äußerer Richtungsreize, andere, wo die Erklärung durch ausschließlich interne Hilfsmittel sparsamer ist, endlich Fälle von indifferenter Wahrscheinlichkeit. Leider versagt das experimentelle Material, von dem die Entscheidung aller dieser Fragen erhofft werden könnte, fast ganz: die Konfiguration meiner T-Riesen war zwar in hinreichendem Maße gestört, um die Beteiligung mechanischer Faktoren an der Spezialgestaltung auszuschließen, nicht aber so, daß auch die möglichen Reizverhältnisse in analytisch brauchbarem Grade verändert worden wären. Vor allem scheiden die zahlreichen Fälle axialer Verlängerung und Verkürzung gänzlich aus. Denn da die in Betracht kommenden Zellen, nämlich EMSt, P_2, E und ihre beiden Töchter, P_3 und P_4, ihr ursprüngliches Kontaktverhältnis zu mindestens einer der in axialer Richtung anstoßenden Nachbarzellen auch bei den T-Riesen beibehalten, so bleibt offenbar in allen diesen Fällen für beide Möglichkeiten der Richtungsbestimmung Raum. Z. B. könnte die axiale Verkürzung der Urdarmzelle bei dem in Fig. OOOO (p. 248) dargestellten T-Riesen ebensogut durch den Richtungsreiz der Zelle P_3 als durch innere axiale Strukturen vorschriftsmäßig dirigiert worden sein.

Nur für einen einzigen Fall liefert die Geschichte der abnormen Keime bisher einen wirklichen Beweis. Die Zelle P_3 krümmt sich bei allen T-Riesen genau in der von der Ventralfamilie markierten Mittelebene dorsalwärts, obgleich das Ektoderm, das den Richtungsreiz liefern könnte, in weiter Ferne und gänzlich atypischer Orientierung gelegen ist. Besteht aber hier über die Unabhängigkeit der sich gestaltenden Zelle von äußeren Richtungsreizen kein Zweifel, so wird der gleiche Schluß für den Parallelvorgang der Zelle EMSt überaus wahrscheinlich; um so mehr, als wir auf deskriptive Gründe hin bereits entschlossen waren, in beiden Fällen der Annahme ausschließlich innerlicher Bewirkung, als der minder komplizierten, den Vorzug zu geben.

Daß wir unter diesen Umständen und nach allen unseren früheren Erfahrungen zu einer weiteren Ausdehnung der rein internen Hypothese, mindestens noch auf die Fälle axialanisometrischer Spezialgestalt, die größte Neigung verspüren, ist unsere private Angelegenheit und kommt für das Gesamtbild dieser Vorgänge nicht wesentlich in Betracht. Aus ökonomischen Gründen muß doch für gewisse Einzelfälle, besonders die Selbstgestaltung der komplizierten Gewebezellen, an der Annahme äußerer Richtungsreize bis zum Beweis des Gegenteils festgehalten werden.

5.

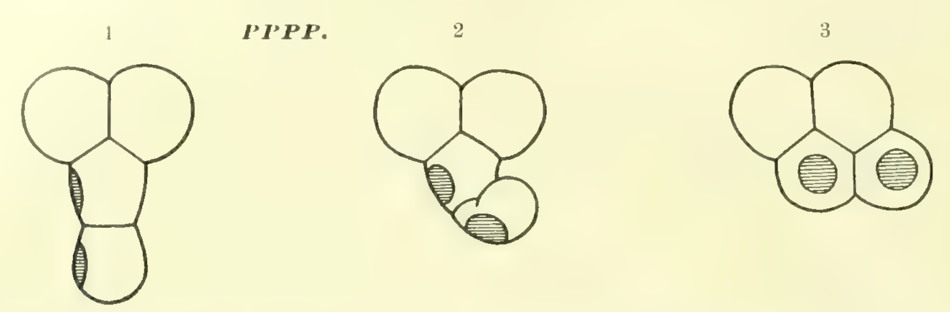
Am Schluß der speziellen Untersuchung angelangt, fassen wir jetzt noch einmal dasjenige Geschehnis ins Auge, das durch die Klarheit seines Verlaufs ein wahres Paradigma in mancherlei Fragen der Formbildung zu liefern geeignet ist: die Umordnung des Vierzellenstadiums. Hier liegt noch ein eigentümliches, bisher nur flüchtig berührtes Problem.

Der vorhin erbrachte Nachweis, daß die für den typischen Hergang so wichtige Formwandlung der Zelle EMSt, ihre axiale Streckung und seitwärts aus der T-Ebene herausgerichtete Krümmung aktive Vorgänge sind, und die fast sichere Zurückführung derselben auf rein interne Mechanismen haben die Gesamtkomplikation des Keimes, wie schon hervorgehoben wurde, nicht vermehrt. Die wohlbekannte, primär-axiale Struktur der Mittelzelle, die ihrer Spindel die senkrechte Lage weist, genügt als orientierendes Hilfsmittel auch für die vertikale Verlängerung. Und andererseits wird die Fähigkeit der Zelle, sich nach einer bestimmten Flanke — der künftigen Dorsalseite — hin aktiv zu verbiegen, durch die aus den Versenkungsprozessen erschlossene, später dorsiventrale, hier aber noch quer von Seite zu Seite durchgehende Differenzierung vollauf erklärt.

Seitdem wir aber wissen, daß die „Dorsiventraldifferenzierung" der Ventralfamilie im T-förmigen Stadium IV nicht nur vorhanden ist, sondern bereits als wichtiger Mechanismus funktioniert, gewinnt eine schon früher erwähnte, bei der Genauigkeit aller sonstigen Vorschriften nicht wenig auffallende Variabilität im Schicksal dieses Stadiums erhöhtes Interesse. Die Krümmung der Zelle EMSt geschieht ebenso oft nach der rechten als nach der linken Seite. Also muß diejenige Differenzierung ihres Plasmaleibes, die jetzt der Konkavität und nach erfolgter Schwenkung der Dorsalfläche entspricht, in der Hälfte der vierzellig-T-förmigen Ascariskeime links, in der andern Hälfte rechts von der Mittelebene gelegen sein.

Allein die unvermeidliche Existenz dieser zweierlei Ascariskeime wird durch folgende Überlegung noch weit befremdlicher. Wir wissen, daß die spätere Entfaltung der Ventralfamilie zwar im großen und ganzen bilateral von statten geht, daß aber dennoch in gewissen Einzelheiten die Symmetrie von links und rechts in typischer Weise durchbrochen wird. So verschieben sich die vier ersten Entodermzellen im Innern der Furchungshöhle asymmetrisch nach einer bestimmten Regel (vgl. p. 239); die beiderseitigen Schlundanlagen nehmen auf älteren Stadien durchaus verschiedene Gruppierung an (zur Strassen 1896a Taf. VIII, Fig. 34a); und das merkwürdig ungleiche Schicksal der Zellen cI2 und γI2, deren Familiengeschichte durchaus bilateral verlaufen war, ist in den Kapiteln über die Teilungsrichtung und den Teilungsmodus besprochen worden (p. 148 u. 161). Natürlich setzt in allen diesen Fällen das ungleiche Verhalten der beiden Körperhälften entsprechende Asymmetrie der Plasmadifferenzierung voraus. Und diese einseitigen Strukturen wiederum müssen vom Ei her im Erbgang auf die betreffenden Blastomere übertragen worden sein. So gelangen wir zu der Folgerung, daß bereits das T-förmige Vierzellenstadium in seinem unteren Zellenpaare einige feine strukturelle Asymmetrien enthält, die derartig lokalisiert sind, daß sie nach Ablauf der Schwenkungs- und Drehungsvorgänge programmgemäß links oder rechts von der Mittelebene zu liegen kommen. —. Und welches ist ihre Anfangsstellung am Stamme der T-Figur? Wo liegen hier z. B. die Strukturen, denen später die linke Zelle γI2 ihre abweichende Spindelrichtung und Teilungsgröße verdankt? Das hängt offenbar von der Schwenkungsart des T-Stammes ab. Geht die Schwenkung über die linke Seite des Embryo, wobei die Längsachse des ventralen Paares eine Vierteldrehung „links herum" erfährt, so gelangt nach Abschluß der Dislokation die früher kopfwärts gerichtete Fläche der gedrehten Zellen auf die linke Flanke (Fig. PPPP, folg. S.). Für diese Körperhälfte bestimmte Strukturen müssen also im T-Stadium kranial gelegen sein. Wenn aber die Schwenkung

anders herum vollzogen wurde, dann kommt die ursprünglich hintere Fläche des T Stammes nach links, und für die Anfangslage der links-asymmetrischen Differenzierung gilt das umgekehrte. Hiernach besteht auch für die Ausgangsstellung der asymmetrischen Strukturen eine doppelt entgegengesetzte Möglichkeit. Und diese



Stadium IV während der Schwenkung über die linke Flanke. Von links gesehen. Die ursprünglich vordere, zuletzt linke Fläche jeder Ventralzelle ist durch einen schraffierten Kreis bezeichnet.

zweite Sorte von Variabilität muß, wenn unsere präformistische Lehre richtig ist, mit der vorhin genannten in einer streng gesetzmäßigen Weise verbunden sein: Liegt die künftige „Dorsalstruktur" am T-Stamm links, so befindet sich die „Linksstruktur" allemal vorne, liegt jene rechts, so entspricht die Linksstruktur ebenso konstant der Hinterfläche. — Andernfalls müßten sich Embryonen finden, bei denen die typische Asymmetrie der Ventralfamilie von links nach rechts vertauscht wäre; was jedoch (außer bei den total-inversen Keimen, von denen hier nicht die Rede ist) niemals geschieht.

Wie hängt das nun zusammen? Denkt man sich das diametrale Schwanken in der Anfangslage der beiderlei Strukturen als ein dem Zufall preisgegebenes „Hinüberspringen" von links nach rechts und von vorn nach hinten; oder auch so, daß jede von diesen Strukturen doppelt vorhanden wäre, aber nur einseitig aktiviert würde, so ließe sich in der Tat schwer begreifen, warum die künftige Linksstruktur sich den Launen der bald an dieser, bald an jener Flanke des T-Stammes auftauchenden Dorsaldifferenzierung durch kompensatorisches Vor- und Rückwärtsspringen so folgsam anschmiegen sollte. Ja, die zwingende Notwendigkeit, mit der wir zu dieser unwahrscheinlichen Forderung getrieben würden, erschütterte sogar das Vertrauen in die Richtigkeit unserer präformistischen Theorie.

Allein der ganze Zusammenhang läßt eine andere, für uns günstigere Deutung zu. Man durchschaut zunächst mit Leichtigkeit, daß die geforderte konstante Lagebeziehung zwischen der dorsiventralen und der Linksrechts-Struktur im T-Stamm selbstverständlich wird, sobald wir uns den gleichzeitigen diametralen Ortswechsel der beiderlei Strukturen durch eine in toto ausgeführte Achsendrehung des ventralen Zellenpaares um 180° vermittelt denken. Befand sich z. B. die Dorsalstruktur auf der linken Flanke, die Linksstruktur vorn, so würde durch eine halbe Umdrehung jene nach rechts, diese nach hinten befördert. Nur fragt sich eben, ob es erlaubt sei, das Auftreten eines so seltsamen und anspruchsvollen Geschehnisses, wie die halbe Umdrehung der unteren gegen die obere Keimeshälfte wäre, noch dazu ohne ersichtlichen Nutzen und in ausgerechnet 50% der Fälle

anzunehmen? Hierzu bietet sich in der Tat Gelegenheit auf Grund einer Überlegung, die um so mehr für sich hat, als sie zugleich zu wesentlichen Vereinfachungen an einer anderen Stelle führt.

Unsere bisherige Hypothese über die Lage und Herkunft der inneren Strukturen im T-förmigen Vierzellenstadium war in einem Punkte wenig sympatisch. Es wurde angenommen, daß die für die linke und rechte Seite der späteren Ventralfamilie bestimmten, im T-Stadium aber noch rechtwinklig deplacierten Strukturen sich schon von Anfang an, d. h. vom Ei her in dieser verbesserungsbedürftigen Lage befunden hätten. Dies leuchtet nicht recht ein. Das Ei, als Fundament der Entwickelung, sollte, so meint man, mit seinem inneren Gefüge in einer minder künstlichen Beziehung zu den Hauptachsen des werdenden Körpers stehen. Und diese Empfindung macht sich besonders geltend, wenn man bedenkt, daß dasjenige Ereignis, dem der Keim die schließliche Rektifikation seiner morphologischen Hauptrichtungen verdankt — nämlich die seitliche, mit einer Achsendrehung verbundene Schwenkung des T-Stammes im Stadium IV — allem Anscheine nach ein neuer Erwerb der Ascarisontogenese ist; ein kleiner Kunstgriff, der die Umordnung des T zum Rhombus in der allzu knappen Kugelschale erleichtern soll, und der anderen Nematoden vermutlich fehlt. Wir begreifen vom ökonomischen Standpunkte aus sehr wohl, warum bei dieser Gelegenheit nicht einfach unter Beibehaltung aller Hauptachsen ein Mechanismus der wirklichen Lateralverbiegung geschaffen, sondern eben die rechtwinklige Frontveränderung der unteren Keimeshälfte eingeführt wurde, die das Verhalten der Mittelzelle in morphologischem Sinne als eine Dorsalkrümmung erscheinen läßt: nach diesem originellen Rezepte konnte ja die fix und fertig vorhandene „Dorsiventraldifferenzierung" der Familie, wohl gar derselbe Apparat, der eine Stufe später die analoge Krümmung der Zelle P_3 zu besorgen hat, sehr haushälterisch verwendet werden. Wenn wir aber fragen, wie denn die hierzu erforderliche Vierteldrehung der unteren Keimeshälfte sich stammesgeschichtlich vollzogen habe, empfinden wir die Annahme, daß diese sekundäre, ad hoc geschaffene Alteration gleich bis aufs Ei oder wohl gar noch weiter zurückverlegt worden wäre, als gewaltsam und unökonomisch. War nicht der Modus zweckmäßiger, daß die wünschenswerte Umdrehung kurz vor ihrem Gebrauch, vielleicht im Zweizellenstadium, durch einen besonderen, horizontalen Drehungsvorgang geschaffen wurde? Ein Mechanismus, der das bewirken konnte, stand ja fast unmittelbar bereit. Wir haben die „rollende" Drehung des T-Stammes um seine Längsachse, die bei der Rektifikation der Hauptebenen so wichtig ist, auf chemotaktische Wechselwirkung zwischen zwei aufrecht stehenden, aber gekreuzten Schichtsystemen der T-Figur zurückgeführt: die mediane Schichtung der oberen Keimeshälfte und das zu dieser Zeit quer gelagerte (morphologisch gesprochen aber ebenfalls mediane) System der unteren ziehen sich plötzlich an. Warum sollte nicht die vorbereitende, reziproke Rollbewegung, deren wir bedürfen, auf Grund entgegengesetzt gestimmter Attraktionsverhältnisse vorausgegangen sein? Denken wir uns, im neugeborenen Stadium II sei der Gesamtplan noch der morphologisch richtige: oben und unten stimme die Lage der Mittelebene überein; hierauf aber trete das obere mediane Schichtsystem mit queren (morphologisch transversalen) Schichten der unteren Zelle in Attraktion; — so würde durch diesen unschwer zu gewinnenden Mechanismus die gekreuzte Stellung der oberen und unteren Medianebene, die spätestens im T-förmigen Vierzellenstadium etabliert sein muß,

herbeigeführt. Und damit wären wir der unsympathischen Verpflichtung ledig, schon für das Ei eine kreuzweise Verwerfung der Hauptachsen anzunehmen.

Allein dieser kleine Nachtrag zur Theorie der frühesten Verschiebungen offenbart erst dadurch seinen ganzen ökonomischen Wert, daß er uns zugleich für die noch immer rätselhafte harmonische Stellungsvariabilität der asymmetrischen und der dorsiventralen Differenzierungen des T-Stammes eine zwanglose Erklärung liefert. Wir sagten uns zuletzt, die Seltsamkeit dieser Harmonie verschwände, sobald wir glaubhaft machen könnten, daß der T-Stamm sich bei der Hälfte aller Fälle um 180° in toto um seine Achse dreht. Nun wohl, unsere jetzige Ansicht vom Gang der Dinge schließt zwar die geforderte halbe Umdrehung als solche nicht ein, führt aber fast notwendig zu der Folgerung, daß ein im Effekt mit jener identisches Geschehnis wirklich vorhanden ist.

Da es sich bei der ersten, vorbereitenden Kreuzung der Medianebene lediglich darum handelt, die hintere (morphologisch gesprochen dorsale) Fläche der unteren Keimeshälfte „nach der Flanke" zu drehen, die Richtung aber, in der diese rechtwinklige Dislokation geschieht, vollkommen gleichgültig ist, so wird die Entscheidung darüber schon aus Gründen der Sparsamkeit dem Zufall, d. h. winzigen und ganz und gar atypischen Differenzen von Ei zu Ei, überlassen sein. Die erste horizontale Drehung erfolgt also teils nach links, teils nach rechts; es wird T-förmige Vierzellenstadien geben, bei denen die Dorsalstruktur an der linken Flanke, die Linksstruktur kopfwärts gelegen ist, und solche mit diametral entgegengesetzter Lage beider Differenzierungen. Das numerische Verhältnis dieser beiden Varianten aber gestaltet sich nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit wie 1 : 1. Quod erat demonstrandum.

Jetzt erst überblicken wir ganz die kleine Szene, die sich an der Schwelle der Ascarisentwickelung wie ein Probestück der kommenden Erstaunlichkeiten so auffällig präsentiert. Wohl hat sich die Dislokation der unteren Keimeshälfte gegen die obere deskriptiv als etwas komplizierter herausgestellt, als äußerlich zu erkennen ist; in teleologischer Hinsicht aber wie auch in kausaler erscheint uns der Hergang, seit wir ihn gut begreifen, so einfach und natürlich, daß ich mich hinterdrein fast wundere, ziemlich viele Zeit und Mühe zu seiner erschöpfenden Darstellung gebraucht zu haben.

Die untere Keimeshälfte hat zunächst den Spezialauftrag, im T-förmigen Vierzellenstadium seitwärts aus der Medianebene auszubrechen, damit Raum für die bevorstehende Überführung des T-Stammes in Horizontallage geschaffen wird. Zu diesem Zwecke sind zweierlei Mittel vorgesehen: erstens axiale Verlängerung der ventralen Zellen, was in der engen Kugelschale fast notwendig zu einem Ausgleiten aus der T-Ebene führen muß; zweitens hakenförmige Biegung der Zelle EMSt nach der Seite. Ungünstigerweise liegt aber die strukturell begründete Biegungsfähigkeit der Familie just in der Richtung der Mittelebene, aus der sie doch hinausführen sollte. Was geschieht? Die untere Keimeshälfte rotiert einige Zeit vor dem gestellten Termin als Ganzes nach irgend einer Flanke hin, führt daselbst programmgemäß ihr Kunststück aus und dreht sich wieder zurück. Ungefähr, wie ein Mensch sich in Positur setzt, um eine Arbeit unter zweckmäßigster Verwendung seiner Kräfte vorzunehmen. Inzwischen wird dann — bald etwas früher, bald später beginnend — die möglich gewordene horizontale Umlegung des T-Stammes ausgeführt.

Die Mechanismen aber, die solche Bewegungen vermitteln können, sind folgende. Die zweimalige entgegengesetzte Rotation wird dadurch ermöglicht, daß die Ventralfamilie zwei aufrechtstehende, miteinander gekreuzte Schichtsysteme enthält, die successive mit der Medianschichtung des Ektoderms in chemotaktische Wechselwirkung treten. Nachdem von Haus aus im ganzen Keim Gleichsinnigkeit der medianen und bilateralen Strukturen bestanden hatte, wird auf einer früheren Stufe das untere quergelagerte System plötzlich aktiviert: horizontale Drehung der ventralen Keimeshälfte um 90°, und zwar beliebig links oder rechtsherum, ist die Folge. Nach einer von anderen Vorgängen ausgefüllten Pause wechselt dann die chemotaktische Stimmung dieser Schichten zum zweiten Male. Das transversale Schichtsystem der Ventralfamilie, das sich die Lage in der Mittelebene erzwungen und damit eine Verwirrung der Längs- und Querachsen angerichtet hatte, wird indifferent; das untere mediane System aber strebt jetzt seinerseits nach Ausgleich mit dem oberen, und die rückläufige Rotation, die alles wieder in Ordnung bringt, wird eingeleitet. — Für die aktive Längsstreckung seiner Zellen bedient sich der T-Stamm der Axialstruktur. Die seitliche Krümmung von EMSt beruht auf der „dorsiventralen", zur kritischen Zeit allerdings quer gelagerten Plasmadifferenzierung. Endlich bewirkt ein transversales, von vorn nach hinten differenziertes Schichtsystem der oberen Hälfte in Wechselwirkung mit einem entsprechenden, aber anfangs horizontal gelagerten System des T-Stammes die schwanzwärts gerichtete pendelnde Überführung des letzteren in die Horizontalebene.

Achtes Kapitel.

Zusammenfassung und Abschluss der cellulären Entwicklungsmechanik.

Nachdem in Einzelanalysen die sämtlichen formbildenden Geschehensarten auf ihre passive oder aktive Natur und auf die Lokalisation ihrer Ursachen außerhalb oder innerhalb der betreffenden Zellen untersucht worden sind, soll ein Gesamtbild von der Kausalität der Ascarisentwickelung, so gut es zurzeit gelingt, entworfen werden. Insbesondere gehen wir auf die bisher nur hie und da berührte Frage der „Vorbedingungen" ein wenig genauer ein. Zum Schlusse fällt dann die Entscheidung, ob und in welchem Grade die Ontogenese von Ascaris Selbstdifferenzierung genannt zu werden verdient.

1.

Gruppieren wir zunächst unser Material nach Maßgabe der am Beginn des Analytischen Teiles begründeten ökonomischen Stufenleiter, so gibt es, wie wir sahen, keine sparsamere und einfachere Denkmöglichkeit als die, daß alle oder einzelne Geschehnisse der Formbildung durch Druck- oder Zugverhältnisse, die aus der sichtbar vorhandenen Komplikation des Keimes herzuleiten sind, passiv verursacht werden. Allein unser pflichtmäßig wiederholter Versuch, mit diesem billigsten Erklärungsmittel auszukommen, schlug fast in jeder Einzelfrage fehl. Der Dottergehalt, der als mechanischer Faktor im Inneren der Zellen auf manche Formbildungsvorgänge, z. B. den Rhythmus, die Teilungsrichtung, die relative Zellengröße, hätte einwirken können, zeigt sich bei näherer Betrachtung zu wenig und nicht so differenziert, daß er den Anforderungen irgend einer Kategorie genügte. Obendrein unterliegt die Dotterverteilung starken Schwankungen von Ei zu Ei, kann also, wie früher dargelegt wurde, als variabler Faktor nicht für konstante Geschehnisse verantwortlich sein. Daß andererseits mechanische Kräfte, die eine Zelle von außen, d. h. von der Schale oder den Nachbarzellen treffen könnten, weder den Rhythmus noch die Diminution, weder Spindelstellung, Teilungsmodus, Dotterverschiebung, noch irgend eine Art der cytotaktischen Geschehnisse oder die Ausbildung einer Spezialgestalt verursachen, ging aus dem Studium der T-Riesen mit Sicherheit hervor. Wo die Anordnung der Blastomere und ihr Verhältnis zur Schale stark verändert sind, verschwinden natürlich auch die der normalen Ontogenesis eigentümlichen mechanischen Wirkungsmöglichkeiten; dessenungeachtet sind alle die genannten Formbildungsvorgänge bei den T-Riesen vorschriftsmäßig wiedergekehrt. — Einzig und allein gewisse Details der Zellgestalt machen eine Ausnahme: die Ringwülste am Rande der freien Oberflächen und die Polyedrie mit ihren besonderen, für jede einzelne Zelle typischen Facetten und Kanten werden rein passiv durch

den Gegendruck der benachbarten Blastomere bewirkt, denn sie ändern sich je nach der Form der Nachbarschaft und verschwinden im Zustande der Isolation. Aber gerade diese Geschehnisse sind so unbedeutend, daß sie den Namen der Formbildung kaum verdienen. Das wesentliche am ganzen Problem der Zellgestalt liegt in dem typisch geregelten Auftreten der isometrischen, d. h. kugeligen Grundform oder spezialisierter Anisometrie. Diese aber erweisen sich unter veränderten mechanischen Bedingungen als konstant, werden also keinesfalls durch äußeren Druck oder Zug passiv herbeigeführt.

Alle Vorgänge der eigentlichen cellulären Formbildung geschehen demnach im Ascariskeim „aktiv". Ihr Eintritt und Ablauf beruht mindestens zu einem Teile auf Leistungen der lebendigen Substanz, deren mechanische Natur zwar keineswegs geleugnet wird, die aber infolge ihrer Feinheit nicht kontrollierbar und sehr wahrscheinlich durch ihre enorme Komplikation unserem Verständnis noch auf lange Zeit verschlossen sind.

Nun bliebe der zu fordernde Aufwand an unsichtbaren Strukturen verhältnismäßig gering, wenn sich verteidigen ließe, daß alle Zellen von Haus aus gleichen Bau und gleiche Befähigung zu aktiv formbildender Funktion besäßen, ihr typisch differentes Verhalten aber durch „formative Reize" veranlaßt würde; oder daß der Eingriff formativer Reize wenigstens für manche Fälle vorgesehen sei. Als Lieferantin der hierzu benötigten typisch lokalisierten Reize stände die sichtbare, von Stufe zu Stufe sich steigernde Mannigfaltigkeit des Keimes bereit. Auch diese Frage beantwortet unser analytisches Material, soweit es zureicht, verneinend. Die normale Konfiguration des Ganzen liefert offenbar gar keine derartigen Reize, denn sie darf ja, ohne daß die rhythmische oder sonstige Spezifikation des Klüftungsverkaufs, die aktive Regelung von Lage- und Gestaltverhältnissen darunter litte, verschwinden. Und da die Geschichte der T-Riesen die gleiche Bedeutungslosigkeit auch für nicht wenige Nachbarschaftsverhältnisse in engerem Kreise ergeben hat, so halte ich die völlige Ausschließung formativer Reize aus der Kausalität der Ascarisontogenese für erlaubt. Es folgt hieraus, daß jede im typischen Programm der Formbildung mit einer besonderen Aufgabe betraute Zelle mitsamt den Gründen ihres Verhaltens geboren wird. Das heißt: Die Differenzierung des Ascariskeimes beruht auf qualitativ ungleicher Zellteilung.

Bei dieser für den Komplikationsetat bedenklichen Sachlage winkt noch die Möglichkeit zu Ersparnissen, wenn es gelingt, den zeitlich bestimmten Eintritt formbildender Prozesse, besonders aber ihr typisches Gerichtetsein auf Reize von der Umgebung her zurückzuführen. Auch hier zumeist Enttäuschung. Daß in den jungen Stadien der Ascarisontogenese zeitliche Auslösung keine Rolle spielt, sondern jede einzelne Zelle für pünktliche Einhaltung aller ihrer Termine selber zu sorgen hat, läßt schon der deskriptive Hergang vermuten, und durch die T-Riesen, bei denen die Chronologie der Ereignisse ohne Störung wiederkehrt, wird es vollauf bestätigt. Es mag aber sein, daß ein oder der andere Prozeß der späteren Lebensgeschichte auf zeitliche Orientierung durch äußere Reize angewiesen ist: z. B. die Häutungen oder die nach längerer Pause neu erwachende Vermehrungstätigkeit der Genitalanlage. — Fast befremdlich wirkt der durch die T-Riesen erbrachte Nachweis, daß bei der Mehrzahl derjenigen Geschehensarten, bei denen überhaupt eine „Richtung" in Frage kommt, auf die so ökonomische Verwendung äußerer Richtungsreize

verzichtet wird. Die typische Einstellung der Spindeln, die zur Inäqualität der Mitose führende einseitige Kerndislokation, die Wanderung der Dotterkörnchen, die anisometrische Gestaltveränderung nach vorgeschriebener Seite hin, — alles das vollbringt die Zelle aus inneren Gründen; umringt von einer Fülle sich darbietender Orientierungsmittel schafft sie blindlings nur für sich. Und wenn trotzdem am normalen Keime jede dabei befolgte Richtung so zuverlässig ein vorgeschriebenes Verhältnis zu der geordneten Umgebung trifft, so liegt dies lediglich an der Genauigkeit, mit der die Zelle samt ihrem inneren Gerichtetsein in der bestimmten Konfiguration des Ganzen ihre Stelle findet. Nur für eine Gruppe von formbildenden Geschehnissen hat sich die Annahme äußerer — vermutlich chemotaktischer — Richtungsreize bewährt: die Vorgänge der Zellenordnung. Homogene Attraktion von Zelle zu Zelle bewirkt die Komplexbildung, d. h. allseitige Zusammenfügung der Elemente nach dem Plateauschen Prinzip. Anomogen-chemotaktische Mechanismen ermöglichen die Entstehung des einschichtigen Epithels im Umkreis der Furchungshöhle und, als höchste Leistung, die mannigfachen Einzelverschiebungen innerhalb der massiven wie epithelialen Keimbezirke.

2.

Um unser Endurteil über die Ascarisontogenese vorzubereiten, bedarf es ferner der Feststellung, ob für alle oder einige Formbildungsgeschehnisse der Zustand der Umgebung — soweit derselbe nicht schon als wirkliche Ursache an der Kausalität des betreffenden Vorganges beteiligt ist — die Rolle einer Vorbedingung spielt.

Die Geschichte der T-Riesen widerspricht dieser Möglichkeit für die weitaus größte Mehrzahl der Einzelfälle. Rhythmische, diminutorische Vorgänge, Richtung und Modus der Teilungen, Dotterverschiebung und Spezialgestaltung sind weder von der normalen Gesamtkonfiguration noch auch vom Zustande ihrer spezielleren Nachbarschaft irgendwie abhängig. Es ist kaum zu bezweifeln, daß eine völlig isolierte Zelle alle genannten Aufgaben tadellos vollbringen, daß sie sich pünktlich und genau nach Vorschrift teilen, sich kugelig abrunden oder anisometrisch deformieren würde. Nur bei Vorgängen der aktiven Einzelordnung findet sich eine gewisse Abhängigkeit vom Zustande der Umgebung. Wie man voraussehen konnte, sind cytotaktische Mechanismen mehr oder minder auf eine bestimmte Massenkorrelation, die Druck und Widerstandsverhältnisse der normalen Umgebung eingerichtet, und leiden in ihrem typischen Effekt oder versagen ganz, wenn jene fehlen. Aber selbst hier erwies sich der Einfluß der Vorbedingungen als lange nicht so groß, wie man aus ökonomischen Gründen hätte erwarten können.

Zu dieser auf die Analyse jugendlicher T-Riesen begründeten ziemlich negativen Wertschätzung der Vorbedingungen im Ascariskeim steht nun folgende Tatsache, die eine prinzipielle Abhängigkeit der Entwickelung von der normalen Gesamtkonfiguration zu beweisen scheint, in ebenso schroffem als unvermutetem Widerspruch. Keiner von den T-Riesen, die ich der freien Fortentwickelung überließ oder in Präparaten älterer Embryonen entdeckte, ist in leidlicher Verfassung zu höherem Alter oder gar bis an das Ziel der larvalen Entwickelung gelangt. Ausnahmelos begann in den mittleren Stadien unter Stillstand der mitotischen Tätigkeit Degeneration, die sich in Veränderungen der Plasmabeschaffenheit und Zellform äußerte

und schrittweise den Embryo völligem Zerfall entgegenführte. — Zwar kommt man nach kurzem Besinnen auf den Einfall, daß diese schlimme Prognose nicht sowohl durch die im Stadium IV gesetzte Störung der Konfiguration, als vielmehr durch angeborene Krankhaftigkeit der betreffenden Keime verschuldet sei. Riesenbildungen sind ja doch allemal pathologisch. Aber diese Ausrede hält nicht stand. Denn in dem gleichen Materiale, dessen T-Riesen dem sicheren Tode geweiht waren, fanden sich zahlreiche echte Riesenkeime mit ungestörter Entwickelung: diese erreichten samt und sonders und gleichzeitig mit den normalen Eiern das typische Ziel. Es muß also in der Tat die Abnormität der Gesamtform auf irgend eine Weise für den Fortgang der Entwickelung über die Mittelstufe hinaus verderblich sein. Und ich zweifle nicht, daß auch ein völlig gesundes Einzelei, das man im Stadium IV durch künstliche Behinderung seines T-Stammes in die abnorme Bahn der T-Riesenentwickelung zu drängen vermöchte, zur üblichen Zeit an dieser Störung seiner Konfiguration zu Grunde gehen würde.

Nun wäre offenbar der Schluß, daß die Unabhängigkeit von der Konfiguration als einer Vorbedingung, die für die jungen Stadien der Ontogenesis erwiesen ist, auf einer mittleren Altersstufe sich in ihr Gegenteil verkehre, — daß die so lange Zeit gesund gebliebenen T-Riesenzellen plötzlich durch die abnorme Gesamtform geschädigt, ja getötet würden, äußerst unwahrscheinlich. Auch belehrt uns die sehr geringe Pünktlichkeit des Sterbetermins, der immerhin um ein paar Zellgenerationen schwanken kann, sogleich eines besseren. Ohne Zweifel liegt vielmehr die Sache so, daß aus der veränderten Konfiguration schon vom Vierzellenstadium ab eine Schädigung des Keimes erwächst, die zwar auf frühen Stufen gering und für den typischen Ablauf der Entwickelung nicht hinderlich ist, mit der Zeit aber an Intensität gewinnt und schließlich den halbentwickelten Embryo — bald etwas früher, bald später — vernichtet.

Worin aber das schleichende Unglück eigentlich besteht, ist schwer zu sagen. Der Gedanke, daß das abnorme Verhältnis zwischen Masse und freier Oberfläche, das für viele Zellen gestörter Keime aus der abnormen Anordnung resultieren muß, ihren Stoffwechsel schädigen könnte, wäre nicht ungereimt. Nur scheitert er an der Tatsache, daß echte Riesen zu völlig typischer Entwickelung fähig sind, obwohl doch an jeder ihrer Zellen ein anderes Verhältnis von Fläche zu Masse besteht, als das normale. — Vielleicht liegt die Wurzel des Übels in der Empfindlichkeit jener chemotaktischen Wechselwirkungen, auf denen die spezialisierte Selbstordnung vieler Blastomere beruht. Mindestens einige von diesen Vorgängen fallen bei T-Riesen aus: schon im Vierzellenstadium die horizontale Umlegung des T-Stammes, und später vielleicht noch ordnende Beziehungen zwischen dem Ektoderm und der Ventralfamilie. Kann es nicht sein, daß eine mit chemotaktischen Mechanismen ausgerüstete und funktionierende Zelle durch den Verlust der typischen Gegenwirkung ebenso leidet, wie manche Tiere durch einen unbefriedigten Trieb, daß dann die leichte Erkrankung der Mutterzelle bei ihren Töchtern und Nachkommen weitere Funktionsfehler mit immer schlimmeren Folgen nach sich zieht, und die entstandenen Krankheitsherde in der soundsovielsten Generation den ganzen Keim auf chemischem Wege zu Grunde richten?

Jedenfalls besteht am Wesen der ganzen Erscheinung als einer accidentellen Schädigung, die mit der Kausalität der Formbildung nichts gemein hat, wohl kaum ein Zweifel; wonach dieselbe aus den Akten unserer Analyse endgültig zu entfernen ist.

3.

Und nun das Endurteil. Es gilt zu entscheiden, inwieweit der von Roux geschaffene Begriff der Selbstdifferenzierung für Ascaris zutrifft. Hierin liegt ein doppeltes Problem. Einerseits handelt es sich um die Frage der Unabhängigkeit oder Abhängigkeit des ganzen sich entwickelnden Eies von seiner Außenwelt. Zweitens aber soll für den engeren und stetig sich verkleinernden Bereich der Furchungszellen, der Äste und Zweige des genealogischen Stammbaums bis zum obersten Wipfel angegeben werden, ob diese Teilgebilde „sich selbst differenzieren" oder in irgend einem Grade von ihrer Umgebung abhängig sind.

Verbände sich mit dem Begriffe „Selbstdifferenzierung", wie der Wortlaut vielleicht vermuten läßt, die Forderung absoluter Beziehungslosigkeit zur Außenwelt, so ist ohne weiteres klar, daß unser Spruch in beiden Einzelfragen nur negativ lauten könnte. Zwar gehen die Blastomere in der Mehrzahl der für sie vorgeschriebenen Leistungen auf eigene Faust zu Werke; ihre Grundgestalt, die Zeit und besondere Art ihrer Mitose haben mit dem Zustande und dem Vorhandensein der Umgebung nichts zu tun, und wenn die Zelle an einer Gabelung des morphogenetischen Stammbaumes gelegen ist, determiniert sie durch qualitativ ungleiche Teilung selbständig das divergente Schicksal ihrer beiden Tochterzellen. Aber andererseits rechnet jede einzelne Zelle wie auch der ganze Keim mit Reizen und Vorbedingungen der Außenwelt. An den Vorgängen der chemotaktisch vermittelten Zellenordnung sind alle Blastomere beteiligt; mechanische Massenkorrelation unterstützt gewisse typische Gleitbewegungen und bestimmt in weitem Umfange das Detail der polyedrischen Zellgestalt; thermische und chemische Zustände des Mediums sind Vorbedingungen für das Ei wie für seine Zellen. Und daß sogar der Gesamtkeim einen oder den anderen zeitlich auslösenden Reiz von seiner Außenwelt beziehen mag, mußten wir bis zum Beweise des Gegenteils ausdrücklich als denkbar anerkennen.

Allein in derartig überexklusivem Sinne ist „Selbstdifferenzierung" nicht gemeint. Man kann gewiß nicht verlangen, daß ein Ei oder eine Zelle in ihren gestaltenden oder bewegenden Funktionen unabhängiger von der Umgebung sei, als irgend ein freilebendes Geschöpf. Es gibt kein organisches Wesen, das nicht, um leben zu können, an thermische und chemische Vorbedingungen gebunden wäre, das nicht zum Schwimmen und Laufen mechanischer Massenkorrelation bedürfte, keines, das nicht in irgend einem Grade von äußeren Richtungsreizen planmäßig gelenkt würde. Wie aber niemand bestreitet, daß ein solcher Organismus selber lebt, selber läuft, selber die Richtung einschlägt auf das ihm adäquate Orientierungsmittel, so dürfen wir auch sagen: eine Zelle, die außer den allgemeinen Vorbedingungen des Lebens lediglich Massenkorrelation und Richtungsreiz für ihre Bewegung in Anspruch nimmt, „differenziert sich selber." — Ein solcher Ausdruck würde sogar dann noch berechtigt sein, wenn auch die Spindelstellung, der Teilungsmodus, die aktive Selbstgestaltung der Zelle durch äußere Reize typisch gerichtet würde, oder die Abhängigkeit von den mechanischen Vorbedingungen empfindlicher wäre, oder zeitliche Auslösungen vielfache Verwendung fänden. Aber das ist gar nicht der Fall: Ascaris hat für alle diese Dinge lieber innere Strukturen angeschafft; Wechselwirkung zwischen ihren Zellen benutzt sie nur, wo es schlechterdings nicht zu umgehen war. —

Also: räumlich oder zeitlich orientierende Reize sowie Vorbedingungen sind für die Frage der Selbstdifferenzierung durchaus bedeutungslos. Worauf es ankommt, ist lediglich, ob dem befruchteten Ei und jeder seiner Furchungszellen die Marschroute völlig gebunden, eine einzige Art des Verhaltens, eventuell der formbildenden Reaktionsfähigkeit auf adäquaten Reiz hin zugewiesen ist; ob nicht etwa formative Reize die Zelle in diese oder jene zur Auswahl gestellte Entwickelungsbahn drängen, oder gar unvorhergesehene äußere Umstände darüber entscheiden, was werden soll.

Bei Ascaris bleibt den einzelnen Blastomeren so wenig eine Wahl als dem Ei. Keine Zelle leistet je etwas anderes oder mehr als das, wozu sie auf Grund des normalen Programmes berufen ist. Regulatorische Extraleistungen der in abnorme Verhältnisse gebrachten Furchungszellen sind bei Ascaris unbekannt.

Die celluläre Entwickelung von Ascaris ist ein Fall von ausgeprägtester Selbstdifferenzierung.

Neuntes Kapitel.

Die Lokalisation der determinierenden Ursachen im Inneren der Zelle.

Wir haben nunmehr, soweit es erreichbar war, genaue Kenntnis von der Lokalisation der Formbildungsursachen im Ascariskeim — bis heran an die Grenze der Zelle. Wie aber die Ursachen innerhalb der Zellen gelagert sind, darüber wissen wir fast noch nichts. Und doch fordert die sichtbare Komplikation des Zellinneren, der deskriptive Gegensatz zwischen Kern und plasmatischem Zellleib zu einer Prüfung dieser Angelegenheit dringend heraus.

Als durch die Analyse der Diminution und der rhythmischen Differenzierung zum ersten Male das Vorhandensein qualitativ ungleicher Zellteilung bei Ascaris erwiesen war, da ließen wir die Frage, ob die bestimmenden Ursachen im Plasma oder im Kern enthalten seien, ausdrücklich offen. Bei allen übrigen Formbildungsarten: der Spindelstellung, dem Teilungsmodus, der Dotterverschiebung, der Selbstordnung und spezialisierten Selbstgestaltung der Blastomere lag ein besonders auffälliges Merkmal des deskriptiven Geschehens in seiner typischen Richtung zum Gesamtkeim, und es wurde festgestellt, daß nur das Plasma, nicht der Kern als Träger der richtenden Ursachen in Frage kommen könne. Denn nur die Zellleiber behalten im Wandel der Klüftungs- und Dislokationsvorgänge konstante räumliche Beziehungen zueinander bei; infolgedessen wird jede Richtung, die sie auf Grund einer inneren Struktur hervorbringen, von der typisch und sichtbar geordneten Nachbarschaft gleichsam reflektiert und gelangt dadurch erst selber zur deskriptiven Erkennbarkeit. Die Kerne aber sind hierzu nicht geeignet. Daß sie im Klüftungsprozeß sich relativ weit voneinander entfernen, machte nichts aus, wenn nur die Art ihrer Fortbewegung unabänderlich wäre. Statt dessen schwanken und taumeln sie oft, überschlagen sich wohl gar und verlieren damit jene räumliche Tradition, jene „Erinnerung" an frühere typische Lagebeziehungen, die den auf fester Bahn beweglichen Zellkörpern erhalten bleibt. Nachdem aber die Fühlung mit der Nachbarschaft einmal unterbrochen ist, würden die Kerne ohne Hilfe von außen her nie und nimmer zur neuerlichen Anknüpfung typischer Richtungsverhältnisse befähigt sein.

Allein mit der Festlegung der Richtungsursachen im Protoplasma formbildender Zellen ist das kausale Problem jener Vorgänge noch keineswegs erschöpft. Nach unserer Lehre enthält ja jede Zelle nicht nur ein einziges Schichtsystem, sondern eine Anzahl verschiedener, die an sich in gleichem Maße geeignet sind, als Richtungsmittel in die Formbildung einzugreifen. Unter diesen wählt die Zelle dasjenige aus, dessen sie sich wirklich bedient; oder auch: verschiedene Blastomere verwenden ein und dasselbe

System in differenter Weise. Zum Beispiel orientiert die Zelle P_3 ihre Spindel in die Richtung des medianen Schichtsystems, und eine ihrer beiden Töchter, P_4, folgt ihrem Beispiel (Fig. YY, p. 147); die Spindel von D, der andern Tochter aber liegt transversal, reagiert also mit Querstellung auf das mediane Richtungsmittel; oder, wenn man will: sie nimmt von der medianen Schichtung überhaupt keine Notiz und folgt vielmehr dem transversalen System, das ebenfalls in allen Zellen der unteren Familie enthalten ist. Offenbar muß die Zelle D, die aus internen Gründen so eigenwillig vorgeht, von ihrer Schwester und Mutter in irgend einer Art verschieden sein. Und da eine jede Zelle des Ascariskeimes, die sich in vorgeschriebener Richtung teilen, oder eine sonstige typisch gerichtete Leistung vollbringen soll, der gleichen Notwendigkeit selbständiger Auswahl gegenübersteht, so sehen wir, daß zur Erledigung aller dieser Aufgaben viel mehr gehört, als unsere allgemeinen, das Plasma durchsetzenden Schichtsysteme. Wir brauchen für jede einzelne an den gerichteten Formbildungsvorgängen beteiligte Zelle eine besondere, chemisch oder strukturell charakterisierte Beschaffenheit, die ihr durch qualitativ ungleiche Zellteilung übermittelt wird. — Wo aber diese Differenzierung gelegen ist, das wissen wir ebensowenig, als wir den Sitz der Gründe kennen, die den Rhythmus und die Diminution bestimmen. Das Problem der inneren Lokalisation ist also für alle Arten der Formbildung und für den ganzen Stammbaum noch ungelöst.

Dennoch entschließe ich mich nur zögernd, die Analyse, die bis an die Grenze der Zelle mit hinreichender Sicherheit durchgeführt werden konnte, noch auf die Frage nach der inneren Lokalisation, nach dem Vorrange des Kernes oder Zellleibes auszudehnen. Denn alles, was mir von Tatsachen der typischen wie abnormen Ascaris-Entwickelung durch fremde und eigene Studien bekannt geworden ist, reicht leider zu einer wirklichen Lösung des wichtigen und gerade in neuester Zeit wieder so aktuell gewordenen Problems nicht aus. Mit einer halben Sache die Arbeit abzuschließen, macht aber keine Freude.

Ich sage mir jedoch, daß das bis jetzt bekannte Material analytisch verwendbarer Tatsachen immerhin so umfangreich und vielseitig ist, wie bei nur wenigen anderen Tierformen, die seit langer Zeit im Mittelpunkte des entwickelungsmechanischen Interesses stehen; und daß auf eine wesentliche Vermehrung dieses Materials in absehbarer Zeit doch nicht gehofft werden kann. Also möge wenigstens klargestellt sein, in welcher Richtung bei Ascaris zurzeit die größte Wahrscheinlichkeit liegt.

Außerdem gibt die Analyse dieser Frage Gelegenheit, eine Reihe abnormer und dennoch in typischem Sinne wirkender Geschehnisse aus der Vorgeschichte teratologischer Keime näher zu beleuchten und so zu zeigen, daß man auch diese zum Teil höchst seltsamen Dinge nicht als regulatorische Extraleistungen betrachten darf; wodurch unser ablehnendes Urteil über die Rolle der Regulation in der Ascarisontogenese, das bisher nur auf Vorgänge der cellulären Entwickelung begründet war, erst seine Abrundung und völlig sichere Basis erhalten wird.

Und ganz besonders mußte mich zur Veröffentlichung der Gedanken, die ich mir über die innere Lokalisation gemacht habe, der Umstand bestimmen, daß ein sehr kompetenter Forscher: Boveri in zwei kleinen Schriften (1894a und b) die Lösung der Frage bereits unternommen und, wie er glaubt, zugunsten des Zellkörpers entschieden hat. Diesem Urteile aber stimme ich — auf Grund von Gesichtspunkten, die in den voraus-

gegangenen Kapiteln gewonnen worden sind — nicht unbedingt zu, wie ich auch das von Boveri angewandte Beweisverfahren nicht für zwingend zu halten vermag.

Unter solchen Umständen sehe ich mich veranlaßt, den stufenweisen Aufbau der Analyse, der uns bisher von Nutzen war, auch diesmal durchzuführen. Wir schicken also der experimentellen Erörterung eine Charakteristik der überhaupt vorhandenen Lokalisationsmöglichkeiten und eine Berechnung voraus, welche von ihnen die ökonomisch günstigste wäre.

A. **Die Lokalisationsmöglichkeiten.**

Dreierlei Hypothesen stehen zur Wahl. Die Gründe, die das individuell formbildende Verhalten einer Ascariszelle bestimmen, könnten ausschließlich im Plasmaleib, oder nur im Kern, oder in beiden zugleich enthalten sein.

1.

Beginnen wir mit dem Zellleib, so ist vor allen Dingen gewiß, daß durch die Annahme, jede Zelle sei durch irgendwelche Besonderheiten ihres Plasma vor den übrigen — soweit sie sich anders verhalten — ausgezeichnet, die ganze Summe ihrer differentiellen Leistungen erklärt werden könnte. Der Zustand des Plasmakörpers bedingte — vielleicht auf einfach nutritorischem Wege — das raschere oder langsame Reifen des darin eingebetteten Kernes; er brächte als adäquater Reiz die Kerne der Ursomazellen zur Diminution; das Plasma würde durch seine Eigenart bestimmen, welches von den vorhandenen Schichtsystemen zu diesem, welches zu jenem Zwecke in Aktion treten soll: das eine System bemächtigt sich der drehbaren Spindel, das andere entfaltet an der Oberfläche chemotaktische Tätigkeit oder führt durch innere Dislokationen zu typisch gerichteter Gestaltveränderung.

Bei weiterem Durchdenken dieser Möglichkeit stoßen wir jedoch auf eine Schwierigkeit. Da die Entwickelung von Ascaris reine Selbstdifferenzierung ist, müßte natürlich jede besondere, die Formbildung einer Zelle oder in sich gleichartigen Zellengruppe determinierende Plasmasorte bereits im Ei vorhanden und derartig gelagert sein, daß sie durch den Prozeß der Klüftung allmählich herausgeschnitten und der betreffenden Zelle überliefert würde. Es fragt sich nur, wie es geschieht, daß ein solches von Anfang an vorhandenes Sonderplasma seine determinierende Kraft nicht schon im Ei oder auf genealogischen Zwischenstufen, sondern ausgerechnet erst dann entfaltet, wenn im Ablauf der Klüftung die ihm programmgemäß zugewiesene Zelle entstanden ist. Die erste Antwort, die einem einfällt, ist diesmal nicht die beste: man denkt, die Sache sei wohl ganz einfach die, daß jedes Sonderplasma in Aktion tritt, sobald es durch die fortschreitende Zerlegung gänzlich isoliert worden ist; solange es noch mit anderen zusammen im Ei oder in einer älteren Furchungszelle liegt, könne es sich nicht betätigen. Aber dieser nächstliegende Erklärungsversuch scheitert sogleich an der Tatsache, daß bei Ascaris die aktive, differenzierte Formbildung nicht erst am Ende einer homogenen, lediglich auf Zerkleinerung des Eies und Isolation der Plasmasorten gerichteten Klüftung beginnt; schon während der Zerlegung, auf allen Zwischenstufen steht Formbildung in

voller Tätigkeit, und jede Furchungszelle müßte — wenn unsere Hypothese richtig ist — von allen übrigen durch eine Besonderheit ihres Plasmaleibes verschieden sein. Nun stände zwar der Annahme nicht viel im Wege, daß zwischen all den wohlsortierten Sonderplasmen, die das Ei für die letzte Zellgeneration bereithält, noch eigene Sorten für den Gebrauch der Zwischenstufen eingelagert wären; aber was hülfe das? Ein solches Plasma befände sich in der ihm zugewiesenen Furchungszelle ja niemals allein, immer noch in Gesellschaft der für Töchter und Enkel bestimmten Plasmareservate. Und die Ausübung einer ungestörten Determination würde zur Unmöglichkeit.

Weismann hat bekanntlich (1892 p. 81) das hierin liegende allgemeine Problem, wie manches andere, als Erster gesehen und durchgedacht, und löst es durch die Annahme, daß die im Keimplasma (des Kernes) wie für Gewebezellen, so auch für alle Blastomere besonders vorbereiteten „Determinanten" in typisch ungleichem Tempo „reifen", und zwar nach einem derartig bestimmten Plane, daß jede in der ihr zugewiesenen Furchungszelle gerade fertig ist, weder früher noch später, und so ihre Aufgabe prompt und ungestört erfüllen kann. Übertragen wir das Wesentliche dieser Theorie, die stufenweis differenzierte, mit der Generationsfolge genau Schritt haltende „Reifung" auf die von uns geprüfte Annahme einer rein plasmatischen Determination, so scheint auf den ersten Blick viel gewonnen. Die Vorstellung, daß eine Mannigfaltigkeit im Ascarisei enthaltener, für Zellen aller Stufen bestimmter Sonderplasmen mit typisch differenzierter Geschwindigkeit reif, d. h. determinationsfähig werden und nach getaner Arbeit gleichsam erlöschen sollte, wäre nicht übermäßig kompliziert; und sie erfüllte die Forderung, daß das Sonderplasma einer Furchungszelle weder auf den vorausgegangenen noch den nachfolgenden Stufen den richtigen Ablauf fremder Determination durchkreuzen würde. — Bei schärferem Zusehen verschwindet jedoch der scheinbare Gewinn, und zwar aus zweierlei Gründen.

Zunächst paßt eine so überaus exakte Harmonie zwischen dem Reifetempo der Plasmasorten einerseits und dem Klüftungsrhythmus andererseits, wie sie gefordert würde, nicht ohne weiteres für den Ascariskeim, bei dem gerade die rhythmischen Vorgänge so schwankende sind. Da könnte es ja geschehen, daß ein programmgemäß für die zehnte Generation bestimmtes Sonderplasma reif wird und zu funktionieren beginnt, während die Klüftung noch nicht weiter gekommen ist, als bis zur neunten Stufe. Und wir müßten darum durch eigene Hilfsannahmen die Reifezeiten der determinierenden Plasmen mit der individuellen Variation des Teilungsrhythmus ins Einvernehmen bringen.

Zweitens aber wäre die Übertragung der Reifungshypothese auf unseren Fall nicht ökonomisch; denn es gibt eine Möglichkeit, ohne sie, ja sogar — was wohl noch mehr bedeutet — ohne das Zugeständnis eigener Determinationsplasmen für den Gebrauch der Zwischenstufen auszukommen. Unsere bisherige Rechnung basierte auf der Idee, daß irgend ein Determinationsplasma nur dann eine typische Wirkung zu vollbringen vermöchte, wenn es sich innerhalb seiner Zelle entweder völlig isoliert oder doch allein in reifem, funktionsfähigem Zustand befände. Aber diese Vorstellung ist, wenn auch naheliegend, doch keineswegs zwingend. Bedenken wir die kausale Situation einer Zelle, in der gleichzeitig mehrere funktionierende Plasmasorten vorhanden sind, so leuchtet ein, daß durch die Vielheit der Ursachen weder der Eintritt einer Wirkung überhaupt, noch der einer typischen, formbildenden Wirkung verhindert würde. Wo rein nutritorische Bewirkung in Frage kommt,

da könnte der Einfluß zweier Tochterplasmen sich in der Mutterzelle ganz einfach summieren: nehmen wir beispielsweise an, die rhythmische Differenz der Schwesterzellen st und m, d. h. das ungleiche Reifetempo ihrer Kerne werde durch die Gegenwart eines schnell ernährenden Sonderplasma in der einen und eines langsam ernährenden in der anderen Zelle bedingt, so würde deren gemeinsame Wirkung auf den Kern der Mutterzelle ein ebenfalls typisches, mittleres Tempo zur Folge haben. — Ungleich größer, ja wahrhaft unbeschränkt aber wird der Spielraum typischer Geschehensmöglichkeit auf Grund der kombinierten Wirkung mehrfacher Sonderplasmen, sobald es sich — und solches ist nach unserer Hypothese fast immer der Fall — um Reizvorgänge handelt. Hierfür gewähren Physiologie (vergleiche besonders W. Pfeffer, 1904 § 77) und „Tierpsychologie" die treffendsten Vorbilder. Es kann zum Beispiel geschehen, daß die Betätigung eines bestimmten Reizes durch die gleichzeitige Gegenwart eines anderen total unterbunden wird. Die sonst so reizbaren Pedicellarien des Seeigels schnappen nach v. Uexküll nicht zu, wenn zugleich mit der Berührung der chemische Reiz eines Hautstoffes auf sie wirkt, der ihrer Spezies eigentümlich ist: darum beißen sie nicht in die Stacheln und Wandelfüßchen des eigenen Leibes. Denken wir uns nun, alles Plasma des Ascariseies mit Ausnahme eines kleinen, für die Urgenitalzelle reservierten Territoriums liefere den adäquaten Reiz zur Kerndiminution; das Sonderplasma der Genitalanlage aber besitze die Eigenschaft, durch seine Gegenwart die Wirkung des diminutorischen Reizes zu hintertreiben: dann verstünden wir sogleich, warum die Blastomere der Keimbahn den ursprünglichen Typus der Mitose bewahren, obwohl doch — wenigstens anfangs — mehr somatisches als genitales Plasma in ihnen enthalten ist; und warum jede von der Keimbahn abgezweigte, d. h. von der hemmenden Einwirkung jenes Sonderplasmas befreite Ursomazelle bei ihrer nächsten Teilung die Diminution vollzieht. Man weiß aber auch, daß Kombination von Reizen vollkommen neue, den Einzelreizen überhaupt nicht zugeordnete Wirkungen hervorrufen kann. So reizt nach E. Hanel der abgetrennte Stiel eines Lindenblattes den Regenwurm in mäßigem Grade zum ergreifen; sitzt aber der Stiel am Blatt, so daß die chemischen Reize von Stiel und Spreite sich gleichzeitig geltend machen, so wirkt der Stiel im Gegenteile stark repulsiv. Es ist klar, daß prinzipiell auch drei und vier oder viele verschiedene Reize planmäßig so miteinander verschränkt sein können, daß nur durch ihre gemeinsame Gegenwart der Zauberspruch gebildet wird, der irgend einen Vorgang zur Auslösung bringt. Dann aber steht auch der Annahme nichts mehr im Wege, daß alle die Sonderplasmen, die im Ascarisei und jeder seiner Blastomere vereinigt sind, gleichzeitig reif sind und „determinieren": ihre Einzelwirkungen stören einander nicht, sondern werden planvoll zur gemeinsamen Auslösung einer typisch formbildenden Reaktion zusammengefaßt. Hierfür ein schematisches Beispiel. Die obere Furchungszelle AB enthält die Plasmen ihrer vier Enkel a und α, b und β. Diese besondere Kombination aαbβ liefert den adäquaten Reiz zur Auslösung folgender typischen Geschehnisse: Diminution, Aktivierung des paramedianen Schichtsystems behufs Einstellung der Spindel, Aktivierung der paramedianen und transversalen Attraktionszonen zur selbstordnenden Wechselwirkung mit der Ventralfamilie. Nachdem die Aufteilung der Zelle in die Plasmakombinationen aα und bβ vollzogen ist, wird durch die neuentstandenen Reizqualitäten beiderseits das transversale Schichtsystem als Orientierungsmittel der nächsten Mitose aktiviert. Sind endlich

die Plasmen a und α, b und β einzeln freigelegt, so stellen sie abermals völlig neue Reize dar und bedingen eine Serie neuer Wirkungen. In a und α wird die Spindel primär-vertikal gerichtet, wobei überdies die Aktivierung einer senkrecht differenzierten Struktur in a ungleiche Teilung zur Folge hat; in b und β aber erwachen die schrägen Schichtsysteme und weisen den Spindeln ihre schiefe Lage an; und alle vier Plasmen determinieren die schrägen Zonensysteme zur chemotaktischen Tätigkeit.

Im ganzen ist das Ergebnis unserer Kostenberechnung ein günstiges. Die Annahme, daß die Ursache des individuell formbildenden Verhaltens der Ascariszellen in ihren Plasmaleibern lokalisiert sei, läßt sich bis zum befruchteten Ei hinab durchführen, ohne daß der vertraute Boden physiologischer Zusammenhänge verlassen würde. Im Ei aber brauchten nur so viel verschiedene Plasmasorten in einer dem Klüftungsplane angemessenen Ordnung vorhanden zu sein, als der morphogenetische Stammbaum Enden trägt: d. h. Zellen oder in sich gleichartige Zellengruppen, die sich formbildnerisch von anderen unterscheiden, aber nicht selber die Ursprungsstätte divergenter Zellenreihen sind.

2.

Hiernach prüfen wir zum Vergleich die Durchführbarkeit und den ökonomischen Wert einer entgegengesetzten Hypothese: die Gründe der individuellen Formbildung sollen ausschließlich in den Kernen gelegen sein; die Zellleiber seien — von der allgemeinen Richtungsdifferenzierung abgesehen — isotrop und untereinander gleich.

Soweit die typische Determination der einzelnen Zelle in Frage kommt, ist diese Annahme ebenso zulässig und wohlfeil als die frühere. Ein Kern, der von Geburt an irgend eine, z. B. chemische Sondereigenschaft besitzt, die ihn von andern unterscheidet, würde befähigt sein, unmittelbar auf Grund dieser Eigenschaft in Diminution zu treten, die relative Geschwindigkeit seines Heranreifens typisch zu regulieren. Seine Teilungsrichtung würde dadurch bestimmt, daß er selber vermöge seiner differenziellen Reizbarkeit das für ihn adäquate Schichtsystem unter den vorhandenen herausfände, oder auch: er reagierte auf den Reiz einer gewissen Struktur jenachdem mit gleichsinniger oder querer Spindelstellung. Ist er zu inäqualer Mitose ausersehen, so lockt ihn die einseitige Differenzierung des Zellkörpers, die auf seinen Bruderkern vielleicht ohne Wirkung bleibt, vom Zentrum hinweg. Und endlich ist klar, daß eine differenzielle Kernsubstanz ebensogut wie ein Sonderplasma als adäquater Reiz bestimmte innere Schichten oder äußere Zonensysteme zur Tätigkeit aktivieren und so zu typischen Gestalt- und Ortsveränderungen den Anstoß geben könnte.

Wenden wir uns jetzt der Frage nach der Herkunft ungleicher Kernsubstanz in den Ascariszellen zu, so scheint die kausale Situation auf den ersten Blick von der der vorigen Hypothese noch weniger verschieden zu sein. Natürlich führt die Selbstdifferenzierung des Keimes auch hier zu der Forderung, daß jede Art von Kernsubstanz, die in der Entwickelung determinatorisch funktioniert, schon in der Kernmasse des befruchteten Eies gegenwärtig ist. Aber wir bedürften ebensowenig wie vorhin einer besonderen Substanzsorte für jede einzelne Zelle der Ontogenesis. Es genügt durchaus, wenn nur die ultimären Zellen und Zellfamilien, die Endzweige des morphogenetischen Stammbaums separat im Ausgangsmaterial vertreten sind. Auf allen Zwischenstufen, wie auch im Ei, könnte die Wirkung der

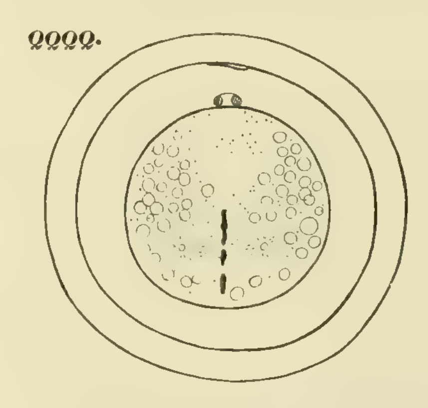
jeweils versammelten Sorten von Kernsubstanz sich einfach summieren oder zur Bildung einer neuen Reizqualität vereinigen. — Bis hierhin also erwüchse aus der anderweitigen Lokalisation der determinierenden Ursachen weder ein Nachteil, noch ein Gewinn.

Aber das ändert sich sehr, sobald wir fragen, auf welchem Wege denn die vorschriftsmäßige Verteilung der im Ausgangsmaterial vorhandenen Kernsubstanzen von statten geht. Bei Annahme plasmatischer Determinationsgründe war das die einfachste Sache von der Welt: im befruchteten Ei und jedem seiner Blastomere liegen die Sonderplasmen in solcher vorbedachten Ordnung beisammen, daß sie durch den typisch geregelten Klüftungsprozeß Schritt für Schritt auseinandergeschnitten und immer wieder der gleichen Zelle zugeteilt werden. Sind aber die Ursachen in den Kernen lokalisiert, so wird ihr Anspruch auf richtige Weitergabe und schließliche Beförderung ans Ziel durch zweierlei, der vorigen Hypothese fremde Gefahren schwer bedroht: erstens die vielfältige, fast unaufhörliche Umlagerung aller dem Auge unterscheidbaren Substanzen innerhalb des Kernes — Bewegungen, die allem Anscheine nach nicht strenge geregelt sind; und zweitens die uns bekannten, ausgiebigen und ebenfalls recht veränderlichen Dislokationen der ganzen Kerne im Innern ihrer Zellen.

Die Schwierigkeiten der ersten Kategorie, die ja für andere Objekte genugsam erörtert worden sind und Weismann zu dem Schlusse führten, daß jedes kleinste Chromatinkörnchen die Gesamtheit der Ursachen in typischer Architektur enthalten müsse, scheiden wir willkürlich aus. Wir nehmen also an, bei Ascaris bestehe in der Tat der komplizierte Mechanismus erbungleicher Mitosen, die bewirken, daß die Summe verschiedenartiger Determinationssubstanzen, die ein Vaterkern enthält, nach fester Vorschrift in zwei typisch ungleiche Portionen — je einem Teilkern entsprechend — gesondert werden. Zum Beispiel möge der Kern der Zelle P_1 aus inneren Gründen befähigt sein, die für die Tochterzellen EMSt und P_2 bestimmten Substanzsortimente exakt voneinander zu scheiden. Dann stünden wir noch immer vor der Frage, wie es geschieht, daß die Kernsubstanzengruppe mit der Bestimmungsadresse P_2 auch wirklich in die Zelle P_2 gelangt, nicht in die Zelle EMSt und umgekehrt. Es ist die zweite Schwierigkeit, die schwankende Haltung der ruhenden Kerne und frühen Teilungsphasen innerhalb ihrer Zellkörper, mit der wir jetzt noch zu rechnen haben.

Nach unserer Lehre erhält die fertige Teilungsfigur, die zur Zeit ihrer Entstehung noch nicht an eine vorgeschriebene Lage gebunden, sondern drehbar ist, dadurch ihre endgültige, typische Situation, daß sie auf dem kürzesten Wege eine im Plasma der Zelle kenntlich gemachte Achsenrichtung aufnimmt und darin verbleibt; etwa so, wie ein steuerlos gewordenes Schiff sich in die Richtung der Wellenkämme dreht. Von einer Polarität der Teilungsfigur, wie sie bei erbungleicher Mitose bestände, und von dem Anspruche dieser Polarität auf eine bestimmte Lage innerhalb der für die Spindel vorgeschriebenen Achsenrichtung war dabei keine Rede. Ganz wie die Spitze eines vom Nordsturm beigedrehten Schiffes nach Osten oder nach Westen zu liegen kommt, je nachdem sie vor dem Beginne der Drehung der einen oder andern Himmelsrichtung näher war, so stünden nach unserer bisherigen Hypothese auch der polar differenzierten, beweglichen Spindel je nach ihrer Anfangslage zwei Möglichkeiten der Einstellung frei, eine richtige, dem typischen Verteilungsplane entsprechende, und eine entgegengesetzte, falsche: Es müßte denn durch irgendwelche

im Kern gelegenen Besonderheiten Sorge getragen sein, daß allemal der kürzeste Weg zur definitiven Teilungsachse zugleich der richtige ist; mit anderen Worten, daß jede erbungleiche Spindelhälfte der ihr zugewiesenen Zelle von Anfang an näher liegt, als der anderen. Hat diese letztere Forderung Aussicht auf Verwirklichung? — Wenn man den Mechanismus der erbungleichen Teilung sich derartig denkt, daß die im ruhenden Kern wahllos gemischten Sondersubstanzen zur Zeit der Mitose durch gegenseitige spezialisierte Anziehung und Abstoßung in zwei getrennte Gruppen zusammengezogen werden, so ist klar, daß die Richtung dieses Trennungsvorganges dem reinen Zufall überlassen bliebe; hiernach würde auch die Polarität der einzelnen Spindel vollkommen beliebig gerichtet, und eine typische Verteilung der Determinationssubstanzen ohne anderweite Hilfe undenkbar sein. Nimmt man aber an, die vielerlei Substanzen des reifen Vaterkernes befänden sich in einer fest geordneten, vom Ei her überlieferten Architektur und würden bei der Mitose nur durchgeschnitten, so schlösse ein „Schwanken" der Kerne die Erfüllung jener conditio sine qua non nicht unbedingt aus: es käme auf den Grad des Schwankens an. Vielleicht sind die ungeregelten Drehbewegungen der Kerne und der daraus resultierende Fehlbetrag in der Anfangslage der jungen Spindel immer auf einen gewissen Spielraum beschränkt: kleiner als 90°? Dann wäre der kürzeste Weg zur vorgeschriebenen Spindelachse in der Tat zugleich der Weg zur typischen Einstellung der Kern-



Ei mit junger Furchungsspindel. Konserviert. Von demselben *bivalens*-Weibchen, wie das in Fig. DDD, p. 156 abgebildete Ei.

polarität. Das planvolle Verhältnis zwischen der Architektur der Kernsubstanzen und den Richtungen des Zellenstammbaums, das in den Ruheperioden durch die Unstätigkeit der Kerne sich lockert, würde gelegentlich der Mitosen immer wieder straff gespannt, und jede junge Tochterzelle erhielte ihr Deputat an Kernsubstanzen prompt und zuverlässig ins Haus geliefert. Allein diese hoffnungsreiche Vermutung hält den Tatsachen gegenüber nicht stand. Es ist gewiß, daß Kerne vom Keimbahntypus — die einzigen, an denen derartiges erkennbar wird — atypische Drehbewegungen weit über 90° hinaus erleiden können (p. 74). Und manche jungen Spindeln trifft man in einer Anfangslage, die mit der endgültigen Teilungsachse um einen vollen rechten Winkel differiert. Z. B. liegt die vorschriftsmäßig vertikale erste Furchungsspindel bei ihrer Entstehung nicht gar so selten genau horizontal; und ich habe gelegentlich Material von ganz besonders „typischer" Bildung unter den Händen gehabt, bei dem das genannte Verhalten (Fig. QQQQ) fast ausnahmelos zu finden war. Setzen wir nun voraus, diese vorläufig horizontal gelagerte Kernfigur sei polar differenziert und zwar in einer bestimmten Richtung, enthielte etwa links das Erbteil der oberen, rechts das der unteren Tochterzelle:

wie sollte sie dann aus sich selbst heraus bewirken können, daß sie bei der rechtwinkligen Umdrehung in die Vertikalachse vorschriftsmäßig einschnappt, den linken Pol nach oben, den rechten nach abwärts gekehrt; da doch in diesem Falle der richtige und der falsche Drehungsweg von gleicher Länge sind?

Man sieht, die Annahme, daß die Gründe der Determination ausschließlich im Kern lokalisiert seien, scheitert bei Ascaris vollkommen an der Unmöglichkeit einer planmäßigen Verteilung derartiger Determinationssubstanzen. Es müßte in jeder Mutterzelle mindestens noch eine entsprechend gerichtete Differenzierung außerhalb des drehbaren Kernes, d. h. im Plasmaleib vorhanden sein, die auf die ungleichen Pole der Spindel orientierend wirkte, wie Nord- und Südpol der Erde auf eine Magnetnadel. In unserem Beispiele träte die richtige Einstellung der Spindelpolarität, die typische Verteilung der gesonderten Substanzengruppen sofort in den Bereich der Möglichkeit, wenn im Plasma des teilungsreifen Eies ein oberer und ein unterer Distrikt in irgend einer typischen Weise, vielleicht chemisch, verschieden wären.

Nun wäre die Forderung einer solchen Differenzierung in diesem einen Falle durchaus nicht kostspielig. Wir haben ja schon durch die Analyse der Dotterverteilung (p. 153) festgestellt, daß das Plasma des Eies in der Richtung der Vertikalachse oberhalb und unterhalb verschieden sein muß, und offenbar könnte die gleiche Anisotropie, die den Dotter ventralwärts zieht, auch das für P_1 bestimmte Kernsubstanzensortiment als adäquater Reiz nach unten lenken. Aber dieselbe Notwendigkeit gälte nicht nur hier, sondern für den gesamten Differenzierungsplan. Überall da, wo prospektiv ungleiche Zellen oder Zellfamilien ihren Ursprung nehmen, würde im Plasma der betreffenden Mutterzelle typisch gerichtete Polarität als unentbehrliches Orientierungsmittel für die Spindel vorausgesetzt. Das heißt, wir brauchten im ganzen genau so viele plasmatische Verschiedenheiten, als es morphogenetisch selbständige Zellen und Zellfamilien gibt. Und alle diese Verschiedenheiten müßten — wegen des Mosaikcharakters der Ascarisontogenese — bereits im Ei in fester Ordnung vorhanden sein. — Damit aber sähen wir uns, um nur die Annahme einer vom Kern ausgehenden Determination in denkmögliche Form zu bringen, zur Forderung genau der gleichen plasmatischen Parzellierung gedrängt, der vorhin für die Hypothese im Zellleib lokalisierter Determinationsgründe beansprucht wurde. Um dieses Zugeständnis: die Präformation aller Zellensorten im Plasmakörper des Eies und erbungleiche Plasmateilung, kämen wir also keinesfalls herum. Nun wird man sich zwar sagen müssen, daß eine plasmatische Organisation, die für nichts weiter als nur die typische Einstellung polar differenzierter Spindeln zu sorgen hat, nicht so kompliziert zu sein brauchte, als eine solche, die sämtliche Geschehensarten der Formbildung determiniert: in beiden Fällen stimmte die Zahl und Lage der im Ei präformierten Zellprotoplasmen überein; aber innerhalb des einzelnen Territoriums wäre hier eine geringere, dort eine größere Komplikation erforderlich. Immerhin stellte sich die Notwendigkeit, außer der Vorbereitung aller Geschehnisse im Kern auch noch die komplete Organisation des Protoplasma anzunehmen, als eine Belastung der nuclearen Hypothese dar, die den ökonomischen Vorrang der rein plasmatischen Determination entscheiden dürfte.

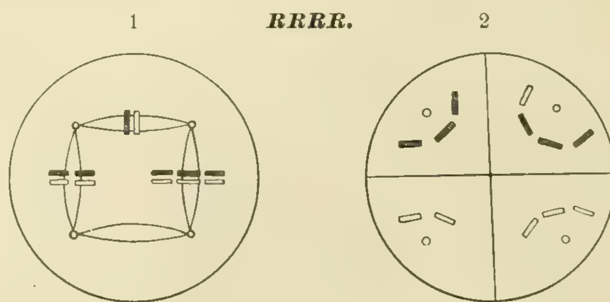
Fassen wir zusammen, so ergibt die Apriori-Berechnung über Art und Wertverhältnis der vorhandenen Lokalisationsmöglichkeiten folgendes: Am sparsamsten wäre die Hypothese, daß die differenzielle Formbildung der Ascariszellen auf angeborener Verschiedenheit ihrer Protoplasmakörper beruhe, die ihnen durch erbungleiche Zerlegung einer im Eiplasma präformierten Organisation übertragen wird. Etwas höhere Ansprüche stellt die zweite Hypothese, wonach die erbungleiche Teilung einer Kernorganisation unter Zuhilfenahme plasmatischer Differenzierung die Formbildung determiniert. Die Annahme einer rein nuklearen Determination ist, als bei Ascaris undurchführbar, ausgeschieden.

Jetzt aber tritt die Analyse teratologischen Materials, die von Boveri bereits eine Strecke weit gefördert worden ist, in ihr Recht. Es soll sich zeigen, ob das ökonomische Rangverhältnis der beiden zulässigen Lokalisationshypothesen auch den Tatsachen der abnormen Entwickelung gegenüber bestehen bleibt. Hierbei beginnen wir naturgemäß mit einer Darstellung und Kritik der von Boveri beigebrachten Argumente.

B. Die doppelbefruchteten Einzeleier und die Einfachzwillinge.

1.

Boveri forschte ursprünglich nur nach den Gründen der typisch geregelten Diminution. Er fragte sich, ob die Kernschleifen der Ursomazellen deswegen die sonderbare Zerstückelung erleiden, weil sie von Geburt an, d. h. durch erbungleiche Spaltung der betreffenden Mutterschleifen anders beschaffen sind, als die aus derselben Mitose hervorgegangenen Keimbahn-Chromosome; oder ob vielmehr ein ungleicher Zustand der umhüllenden Plasmakörper das differenzielle Verhalten der (in diesem Falle von Haus aus gleichwertigen) Chromosome bedingt.



Schema der simultanen Vierteilung eines doppelbefruchteten *bivalens*-Eies. Annahme erbungleicher Chromosomenspaltung.

Der Weg, auf dem Boveri sich seinem Ziele näherte, war echt analytisch. In seiner großen Ascarisarbeit (1899 p. 424) wies er zunächst darauf hin, daß die von Herla (1894 Taf. XVIII, Fig. 81) beschriebenen doppelbefruchteten Einzeleier mit vierpoliger Teilungsfigur, falls man über ihr ferneres Schicksal unterrichtet wäre, den gewünschten Aufschluß wohl geben könnten. Bei diesen Keimen verteilen sich die anfangs vorhandenen sechs Chromosome — zwei weibliche und zweimal zwei männliche — regellos zwischen die Zentrenpaare, fast immer so, daß wenigstens eine der simultan entstehenden

vier Tochterzellen ihren Kernschleifenbestand von mehreren Seiten, aus mehreren Äquatorialplatten bezieht (Fig. RRRR). Wenn nun die Spaltung der Mutterchromosome differenziell geschähe, die ganze Mitose also sechs prädestinierte Keimbahnschleifen und sechs somatische, zur Diminution berufene Chromosome lieferte, so wäre unvermeidlich, daß oft in einer und derselben Zelle ungleichnamige Schleifen zusammenträfen (Fig. RRRR 2, rechts oben). Und käme es dann zur Diminution, so böte eine solche Zelle das Schauspiel einer gemischten, zum Teil somatischen, zum Teil dem Keimbahntypus folgenden Mitose.

Seither gelang es Boveri (1904a und b), die Folgezustände dispermer Einzeleier aufzufinden. Und siehe da: von einer Mischung der karyokinetischen Typen war keine Rede; ausnahmelos zeigte sich die Gesamtheit der in einer Zelle enthaltenen Chromosome entweder diminuiert oder nicht. Aber Boveri fand noch etwas anderes, unvermutetes: Etwa zwei Drittel der doppelbefruchteten Einzeleier entwickelten sich — wenigstens in gewissen Zügen der Formbildung — als „Zwillinge". Früher hatte Boveri (1899 p. 427) die Meinung ausgesprochen, daß die von mir (1898b) beschriebenen, aus disperm befruchteten Doppeleiern hervorgehenden „Riesenzwillinge" immer nur dann entstehen könnten, wenn in dem Riesenei zwei wohlgesonderte Teilungsfiguren mit je einer einzigen Äquatorialplatte angelegt worden wären. Und dieser Vermutung schloß ich mich im ersten Teile der vorliegenden Arbeit (1903 p. 30) aus doppeltem Grunde an. Einerseits hatte ich das wirkliche Vorkommen der von Boveri erschlossenen Art der Spindelbildung in Rieseneiern und die Entwickelung solcher Eier zu Zwillingen inzwischen festgestellt; und ferner schien auch mir der Gedanke, daß ein Keim mit vierpolig verkoppelter Teilungsfigur und der fast unvermeidlich damit verbundenen Kernschleifen-Konfusion jemals zwei abgeschlossene Individualitäten liefern könnte, zu jener Zeit so sonderbar, daß ich mich leicht für eine gegenteilige Lehre gewinnen ließ. Und nun Boveris überraschende Entdeckung der Einfachzwillinge! Es nützte nichts, sich an die Ausflucht anzuklammern, daß auch bei Einzeleiern getrennte Furchungsspindeln — wenigstens gelegentlich — gebildet werden könnten, und daß die Zwillinge allemal aus solchen Eiern ihren Ursprung nähmen; denn unser Autor besaß ein untrügliches Mittel, jedem Zwilling nachzurechnen, welcher Art seine erste Mitose gewesen war. Er zählte die Chromosome der doppelten Keimbahn. Hatte das Ei zwei selbständige Spindeln mit je einer einzigen Äquatorialplatte angelegt, so mußten in den beiden Keimbahnen notwendig zusammen sechs Chromosome (bei bivalens) vorhanden sein; und solches war in der Tat mehrfach der Fall. Aber bei den meisten Zwillingen stimmte es nicht. Einer von ihnen enthielt acht, ein anderer sieben Keimbahnschleifen, einer nur fünf. Alle diese Keime bewiesen einwandfrei, daß ihre erste Mitose nicht sauber verlaufen war, daß Chromosome, die auf den somatischen Bereich hätten entfallen sollen, vorschriftswidrig in Keimbahnzellen gelangt waren, oder umgekehrt. Und da die Überläufer sich nie durch irgend eine Eigenmächtigkeit verraten haben, sondern ausnahmelos alles, was von Chromosomen in einer Zelle zusammengewürfelt war, sich uniform verhielt, so schließt Boveri, daß nur die Protoplasmabeschaffenheit der Zelle darüber entscheide, ob ein bestimmtes Chromosoma seinen ursprünglichen Charakter bewahren oder diminuiert werden soll. Die Annahme erbungleicher Kernteilung weist er für Ascaris zurück.

2.

Allein so elegant diese Argumentation erscheint, so sehe ich mich dennoch außerstande, ihr beizustimmen. Eines ist nach Boveris Befunden allerdings gewiß: der Diminutionsvorgang ist keinesfalls eine vom Zellprotoplasma gänzlich unabhängige, sowohl durch kongenitale Eigenschaften veranlaßte als rein mit inneren Mitteln durchgeführte Selbstleistung der Chromosome. Aber eine derartig vollkommene Autonomie des ganzen Vorganges war a priori wohl kaum wahrscheinlich; jedenfalls wird sie von einer Hypothese der nuclearen Determination nicht vorausgesetzt. Man durfte vielmehr von vornherein vermuten, daß mindestens an der letzten, sichtbaren Szene, an der Zerstückelung des Chromosoms irgend ein besonderer Zustand des umgebenden Protoplasmakörpers kausal — z. B. durch modifizierte Oberflächenspannung — beteiligt sei. Hat doch für andere mitotische Vorgänge ein ausschlaggebender Einfluß des Zellleibes auf die Verwandlung des Kerns und seiner Chromosome sich durch Beobachtung an polyspermen Rieseneiern mit Sicherheit erweisen lassen (zur Strassen 1898b p. 662). — Die Frage, um die es sich handelt, ist vielmehr die, ob jene besondere plasmatische Beschaffenheit der zur Mitose schreitenden Ursomazelle ihr von Geburt an eigentümlich, d. h. durch erbungleiche Plasmateilung übertragen war, oder ob der diminutorische Zustand erst sekundär durch einen Reiz, der von dem Kerne ausgeht, hervorgerufen wird. Im letzteren Falle beruhte die Diminution auf erbungleicher Kernteilung, selbst wenn die eigentliche Vollstreckung des Urteils ausschließlich dem Protoplasmakörper überlassen bliebe.

Nehmen wir jetzt an, die Chromosome der Ursomazellen seien von denen der Keimbahn in der Tat kongenital verschieden und zwar auf solche Art, daß die plasmatische Zellsubstanz, je nachdem sie mit dieser oder jener Schleifensorte in Berührung kommt, diminutionsbestimmend wird oder nicht. Und beide Sorten habe der Zufall einer multiplen Mitose in einer und derselben Zelle zusammengeführt, so daß der gleiche Zellleib dem heterogenen Einflusse beider Determinationen unterworfen wäre. Was geschieht? — Da gleichzeitig wirkende Reize in mannigfacher und unberechenbarer Weise sich aufheben, durchkreuzen, zu neuer Qualität verbinden können, so sind wir von der Möglichkeit einer bestimmten Voraussage natürlich sehr weit entfernt. Nur eines ist fast gewiß: der eintretende Effekt wird für den ganzen Zellbereich, soweit das Plasma kontinuierlich zusammenhängt, identisch sein: auch bei den polyspermen Rieseneiern verbreitet sich derjenige Zustand des Protoplasmakörpers, der auf das Schicksal der Kerngebilde, wie vorhin erwähnt wurde, bestimmenden Einfluß nimmt, gleichmäßig in alle Winkel des oft bizarr geformten Leibes. Und eine zweite Vermutung liegt nahe oder ist mindestens durchaus erlaubt. Das Protoplasma unserer Zelle braucht unter der divergenten Einwirkung der zweierlei Chromosome, die es enthält, nicht notwendig eine intermediäre, oder auch gänzlich neue, jedenfalls abnorme Beschaffenheit anzunehmen; es kann vielmehr auch geschehen, daß einer von beiden Faktoren als unbestrittener Sieger aus dem Kampfe hervorgeht und das Verhalten des Plasmakörpers ganz allein und unverfälscht in seinem Sinne determiniert. Eine solche Zelle aber wird sich mit ihrem ganzen Bestande an Chromosomen, trotz deren Verschiedenheit, entweder wie eine Keimbahn- oder wie eine Ursomazelle verhalten müssen. Boveris Beobachtung, daß man bei Zwillingen

und sonstigen dispermen Keimen nie eine mitotische Zelle findet, in der ein Teil der Chromosome diminuiert wird, der andere nicht, schließt also die Annahme erbungleicher Chromosomenteilung noch lange nicht aus.

Aber sogleich erhebt sich die Frage, wie es denn geschieht, daß bei nicht weniger als zwei Dritteln der doppelbefruchteten Eier — eben den „Zwillingen" — genau zwei Keimbahnen gebildet werden. Bei diesen Keimen vollzieht die Hälfte der aus der ersten Teilung simultan hervorgegangenen Vierzellengruppe — entweder sogleich oder um eine Stufe später — die Diminution. Wir müßten also vom Standpunkte der Hypothese erbungleicher Chromosomenspaltung schließen, die vierpolige Mitose verteile den Chromatinvorrat in zwei Dritteln der Fälle derartig auf die Tochterzellen, daß in dem einen Paare die konservative Tendenz der Keimbahnschleifen, im andern das diminutorische Element die Oberhand erhält. Wie dies aber möglich wäre, leuchtet nicht ohne weiteres ein: in Anbetracht der „Regellosigkeit" jener multiplen Mitose sollte man glauben, daß eine so ausnehmend günstige, die beiderseitigen Einflußsphären genau proportional der typischen Vorschrift bemessende Gruppenbildung minder häufig zu stande käme.

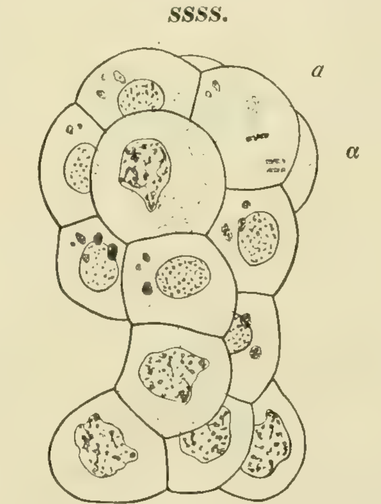
Nun fehlt uns freilich, solange wir über das Wesen der anzunehmenden Reizvorgänge, die Art, wie sie bei gleichzeitiger Gegenwart aufeinander wirken, ihr relatives Stärkeverhältnis im unklaren sind, jede Grundlage zu einer erschöpfenden Beurteilung dieser Konkurrenzfrage. Aber darauf kommt es uns zurzeit auch gar nicht an. Was wir erfahren wollen, ist nur, ob eine prinzipielle Möglichkeit, das überwiegend häufige Auftreten zweier Keimbahnen mit der Hypothese erbungleicher Chromosomenteilung in Einklang zu bringen, sich erweisen läßt. Und ich denke, daß solches gelingt.

Stellen wir uns die Bedingungen des intracellulären Kampfes in einer Weise vor, gegen die das Odium zu hoher Komplikation jedenfalls nicht eingewendet werden kann: die Wirkungsart der zweierlei widerstrebenden Chromosome sei analog, ihre individuell-determinatorische Kraft sei gleich, und einfach zahlenmäßige Majorität entscheide, ob diese oder jene Partei die andere überwältigen, das Zellprotoplasma in ihrem Sinne determinieren soll. Dann müßten also am Anfang jeder Zwillingsontogenesis die Chromosome derartig auf die Spindeln der vierpoligen Mitose verteilt worden sein, daß zwei von den vier Tochterzellen mehr Diminutions- als Keimbahnschleifen erhalten, die beiden anderen das umgekehrte. Und dieser Annahme steht, soweit die bisherigen Erfahrungen reichen, nichts Tatsächliches im Wege. Die von Boveri mitgeteilten und alle die zahlreichen Fälle, die ich selbst untersuchen konnte, lassen die Möglichkeit einer entsprechenden Deutung zu; wie ja auch unser schematisches Beispiel (Fig. RRRR, p. 273) in den zwei oberen Zellen eine Majorität der diminutorischen Chromosome, d. h. Diminution, in beiden unteren den Keimbahntypus ergeben würde. — Hätte nun diese besondere Art der Gruppenbildung irgendwelche Aussicht, häufiger als andere aufzutreten? Gewiß! Die Hypothese erbungleicher Kernteilung führt, wie wir gesehen haben, unweigerlich zu der Forderung, daß zwischen den differenziellen, für obere und untere Tochterzelle bestimmten Hälften der ersten Furchungsspindel und dem anisotropen Eiprotoplasma eine orientierende Wechselwirkung bestehen müsse, die für die richtige Einstellung der Spindelpolarität zu sorgen hat (vgl. p. 272). Nehmen wir an, es handele sich dabei um attraktive Wirkungen zwischen je einem Plasmapole und den programmgemäß für die betreffende Seite designierten Tochterchromosomen, so ist fast gewiß,

daß der ordnende Einfluß dieses typischen Apparates sich auch bei der abnormen Mitose doppelbefruchteter Eier geltend machen werde. Jedes Chromosom, das zufällig in den Machtbereich eines aufrecht stehenden Zentrenpaares gelangt, gäbe die Spalthälfte „P_1“ nach unten, die diminutorisch gestimmte Hälfte „AB“ nach oben ab. Und wenn schon hierdurch eine erhebliche Anhäufung gleichartiger Tochterchromosome um je zwei Zentren gesichert wäre, so bestände noch überdies die Möglichkeit, daß unter der richtenden Einwirkung der Plasmapolarität durchschnittlich die Mehrzahl der vorhandenen Kernschleifen sich auf die annähernd vertikalen Spindeln verteilte; hierdurch würde die Aussicht auf relativ reinliche Scheidung der beiderlei Chromosomensorten, die Bildung einer gleichnamigen Majorität in je zwei Tochterzellen noch mehr gesteigert. Das heißt, der Fall, daß von den vier ersten Zellen eines doppelbefruchteten Eies zwei ihre Kerne diminuieren, zwei andere nicht, müßte besonders häufig sein. Und so verträgt sich denn, wie wir sehen, die auf den ersten Blick befremdliche Tatsache, daß trotz der mit der multiplen Mitose verbundenen Konfusion überwiegend oft zwei Keimbahnen angelegt werden, dennoch ganz gut mit der Hypothese erbungleicher Chromosomenteilung.

Andererseits hätte, wenn unsere Annahme zutrifft, das Vorkommen dispermer Keime, bei denen weniger oder mehr als die Hälfte des primären Zellenbestandes in Diminution getreten ist, nichts überraschendes. Boveri legt auf die letztere Kategorie, die Fälle mit nur einer Keimbahn, viel Gewicht. Nach seiner Meinung entstehen sie allemal durch eine besondere Aufstellung der vierpoligen Mitose im Ei, indem die Centrosome sich nicht, wie sonst, paarweis auf seine obere und untere Hälfte verteilen, sondern ein einzelnes Zentrum den ventralen Plasmabereich für sich allein in Anspruch nimmt: so geht die „keimbahnbildende“ Beschaffenheit des unteren Plasmaviertels auch nur auf eine einzige Tochterzelle über; alle andern, nämlich die gegenüberliegende obere und zwei ungefähr äquatoriale Zellen verfallen der Diminution. Nun hat zwar Boveri multiple Teilungsfiguren der hier geforderten Art an konserviertem Materiale mehrfach aufgefunden; daß aber zwischen den beiderlei Gebilden ein wirklicher und obligatorischer Zusammenhang bestehe, vermutet er wohl nur. So bleibt es denn auch erlaubt, die fraglichen Fälle auf eigentümliche Gruppenbildung differenzieller Chromosome, die eben den Keimbahnschleifen nur in einer Zelle die Majorität verschafft, hypothetisch zurückzuführen. — Übrigens trat diese Art von Mißbildungen in dem von mir untersuchten Materiale viel seltener auf, als ihr Gegenstück: disperme Keime mit einem Überschuß an Keimbahnzellen. Fig. SSSS stellt ein solches Gebilde dar. Es macht im allgemeinen den Eindruck eines regelrechten Zwillingskeimes und trägt, wie jener, am unteren Pol ein Konglomerat von zweimal zwei Zellen mit Keimbahnkernen. Daran schließen sich vier Blastomere mit frischen Spuren stattgehabter Diminution, die ich als

SSSS.



Doppelbefruchteter Keim von *A. m. bivalens.*

doppelt vorhandene E-MStgruppe ansprechen möchte. Ganz oben aber liegen im Umkreis einer Furchungshöhle sieben Zellen, sechs somatische und mitten darunter eine größere, offenbar um einen Klüftungsschritt zurückgebliebene — vom Keimbahntypus. Ohne Zweifel ist bei der Vierteilung des Eies nur eine einzige in toto diminutionsfähige Ursomazelle gebildet worden, die sich genau nach dem Programm einer Ektodermzelle „AB" entwickelt hat: zeigen doch zwei ihrer Enkelinnen aufs Haar diejenige exzentrische Spindelstellung, die für die Zellen a und *α* charakteristisch ist, und die bei sämtlichen normalen Eiern der betreffenden Ascaris wiederkehrte. Außer dieser einen, wohlgeratenen Ursomazelle aber haben die Produkte der simultanen Vierteilung den Keimbahntypus beibehalten. Erst auf der nächstfolgenden Stufe kam es bei je einer ihrer Tochterzellen zur Diminution. — Man könnte nun, um die Entstehung derartiger Keime im Sinne Boveris zu erklären, auch hier behaupten, daß durch besondere Lage der vierpoligen Spindelfigur die Abschnürung einer einzigen rein dorsalen Tochterzelle bewirkt worden sei, und daß diese Zelle, weil nur im dorsalsten Viertel des Plasmaleibes die Ursachen des Ektodermwerdens enthalten sind, allein von allen primäres Ektoderm geliefert habe. Aber offenbar ist wiederum die andere Hypothese, wonach eine unglückliche Konstellation verschiedenartiger Chromosome die Abweichung verschuldet hätte, ebenso erlaubt. Ja, sie ist eigentlich sogar die bessere. Denn wenn man Boveris Erklärung für das Auftreten nur einer Keimbahn mit der hier angebotenen analogen Hypothese über den Grund dreifacher Keimbahnbildung zusammenhält, so stößt man auf die nicht angenehme Frage, durch welche Plasmadifferenzierung wohl das Schicksal der im Äquator des Eies sich abschnürenden Tochterzellen bestimmt werden möge. Diese mittleren Blastomere nehmen in einem Falle an der Diminution der rein dorsalen Ursomazelle teil, im anderen folgen sie der rein ventralen Keimbahnzelle.

Nach alledem wird man zugeben müssen, daß in dem diminutorischen Verhalten der durch multiple Teilung doppelbefruchteter Einzeleier entstandenen Vierzellengruppen kein Beweis für rein plasmatische Determination und für das Fehlen erbungleicher Chromosomenteilung zu finden ist. Die ontogenetischen Vorgänge dieser Kategorie sind doch wohl zu kompliziert, als daß sich ihre Kausalität durch ein Rechenexempel entschleiern ließe.

3.

Sehen wir zu, ob die Vertiefung in das andere, minder verklausulierte Problem: wie es kommt, daß doppelbefruchtete Einzeleier überhaupt „Zwillinge" liefern können, für unseren Zweck ersprießlicher ist.

Eine simultan geborene Vierzellengruppe, die zwei Blastomere vom Keimbahn- und zwei vom Ursomatypus enthält, ist darum noch keine Zwillingsbildung. Hierzu gehört vielmehr, daß je ein Paar der Zellen in allen seinen Eigenschaften — mit Ausnahme gewisser Differenzen der Form und Anordnung, die aus der veränderten Massenkorrelation ohne weiteres verständlich sind — sich so präsentiert, wie ein typisches Stadium II. Die beiden aufeinander bezogenen Zellen müssen daher vor allen Dingen im Dottergehalt und in der Größe um das typische Maß verschieden sein. Und diese Forderung finden wir bei einem Teile der doppelbefruchteten Vierzellenkeime in der Tat erfüllt. Allein die Kenntnis vom Vorhandensein solcher echten Zwillinge jüngster Stufe vermag

uns dennoch dem erstrebten Ziele nicht näher zu bringen, weil die Entstehung derselben kaum etwas Neues voraussetzt. Wie wir erfahren haben, verdankt ein sehr erheblicher Prozentsatz derjenigen dispermen Keime, die zwei primäre Ursomazellen bilden, den Vorzug dieses proportional-typischen Verhaltens nicht sowohl den Zufälligkeiten multipler Mitosen, als vielmehr dem ordnenden Einflusse der anisotropen Eistruktur auf Spindeln und Chromosome. Nun sorgt am normalen Keim die polar differenzierte Plasmaschichtung, die der ersten Spindel ihre senkrechte Lage weist, zugleich auch für ihre Exzentrizität und für das Ventralwärtswandern der Dotterkörnchen. Da wäre es denn nicht wunderbar, wenn bei dispermen Eiern, denen auf Grund ihrer axialen Plasmastruktur die Herstellung zweier vertikalen Spindeln, eventuell auch die Vereinigung der meisten Chromosome in queren Äquatorialplatten gelungen ist, die beiden unteren Tochterzellen typisch kleiner und dotterreicher ausfallen würden, als die oberen. — Erst wenn die Entwickelung über das zweimal-zweizellige, noch gar zu sehr unter den Auspizien der normalen Eistruktur geschaffene Stadium hinausgeht, wird ihre Erklärung unter Umständen schwierig und interessant.

Nehmen wir an, jeder Einzelkeim eines Zwillings durchlaufe — von unvermeidlichen, durch die Verlötung bedingten Alterationen wiederum abgesehen — das ganze typische Entwickelungsprogramm, oder sei doch von Haus aus zu einer solchen Leistung befähigt; — was gehörte dazu? Da offenbar die Ontogenesis eines jeden Individuums „Selbstdifferenzierung" wäre, formbildende Wechselwirkung zwischen den Zwillingsbrüdern also nicht stattfinden könnte, so müßte in jedem Einzelkeime die Gesamtheit derjenigen Strukturen und Komplikationen, deren die typische Entwickelung bedarf, enthalten sein. Ein doppelbefruchtetes Ascarisei, das Zwillinge liefert, würde demnach die formbildende Organisation von irgend einem Zeitpunkte, spätestens aber vom Ausgange der vierpoligen Mitose ab, zweifach enthalten müssen. In der Entstehung dieses abnormen Zustandes läge das Problem. Und da nicht ausgeschlossen ist, daß seine Lösung sich als verschieden schwierig erweisen würde, je nachdem man die Ursachen der Formbildung im Kern oder im Plasma lokalisiert, so verspräche in solchem Falle die Analyse willkommene Aufklärung über die Leistungsfähigkeit der einen und der anderen Hypothese.

Wenn die Kausalität des Differenzierungsprozesses **ausschließlich auf die Kerne**, speziell die Chromosome begründet wäre, so machte die Lösung gar keine Schwierigkeit. Stände doch ohnehin die Gesamtheit der Determinationsgründe, der Zahl vorhandener Kernschleifen entsprechend, mehrfach zur Verfügung. Und es würde nur eine Frage der räumlichen Verteilung durch zweipolige oder vierpolige Mitose sein, ob der typische Entwickelungsverlauf einmal oder zweimal determiniert werden sollte. Wir wissen aber, daß es bei Ascaris rein nukleare Determination nicht gibt und nicht geben kann. Selbst wenn die Chromosome sich erbungleich spalteten und einen bestimmenden Einfluß auf die Differenzierung nähmen, würde daneben noch eine Fülle im Plasmakörper des Eies und der Furchungszellen lokalisierter Hilfsstrukturen unentbehrlich sein: einerseits die vielgenannten „Schichtsysteme", die als Richtungslineale für die Spindeln und als strukturelle Grundlage der cytotaktischen Mechanismen dienen; andererseits aber eine planvoll geordnete, irgendwie präformierte Repräsentation aller folgenden Zellen und Zellfamilien, damit die vorschriftsmäßige Einstellung der Spindelpolarität, d. h. die richtige Verteilung der Kernsubstanzen ermöglicht werde. In der Voraussetzung einer Organisation des Eiprotoplasma sind also

beide überhaupt zulässigen Hypothesen gleich. Und beide erheben darum für den Fall kompleter Zwillingsontogenese die Forderung, daß jene plasmatische Organisation, die doch normalerweise nur einmal und einheitlich gegeben ist, von der Geburt des Vierzellenstadiums ab doppelt vorhanden sei; ein Anspruch, der, wie wir gleich sehen werden, seltsame und wichtige Konsequenzen nach sich zieht.

Für gewisse Einzelpunkte des Verdoppelungsproblems stände freilich — vorausgesetzt, daß die Trennungsfläche der neugeborenen Zwillinge ganz genau vertikal gerichtet wäre — eine überaus einfache Erklärung bereit: die betreffenden Organisationsverhältnisse könnten durch bloßes Zerschneiden, ohne sich dabei ihrem Wesen nach geändert zu haben, in die verlangten gleichwertigen Hälften zerfallen sein. Das gälte in erster Linie für die der Spindelstellung dienenden plasmatischen Schichtsysteme. Nach unserer Annahme durchdringen sich die Schichtungen, wie Spaltflächen eines Kristalls; und diese Durchdringung brauchte nur eine völlige und allseitige zu sein, so erhielte jede Hälfte des vertikal durchschnittenen Eies die Gesamtheit ohne weiteres und in vorgeschriebener Lage zugeteilt. Leicht begreiflich wäre auch die Verdoppelung der im Plasma präformierten „Anlagen" für die ventralen Furchungszellen EMSt und P_2, und deren Töchter E, MSt, P_3 und C, die allesamt in der Achsenrichtung des Eies, vielleicht als breite Scheiben, übereinander liegen. Schnitte die Grenzfläche einer im Werden begriffenen Zwillingsbildung da senkrecht hindurch, so fiele den ventralen Zellen beider Individuen die ganze, vorschriftsmäßig geordnete Serie zu, und regelrechte Entwickelung der Ventralfamilie wäre beiderseits, wenigstens für die zwei nächstfolgenden Teilungsstufen, garantiert. Ferner würden auch solche Zellanlagen, die außerhalb der Eiachse im Protoplasma gelegen sind, unter der Bedingung, daß die Trennungsfläche durch ihre Mitte hindurchginge, beiden Zwillingsbrüdern zugute kommen und ihre formbildende Aufgabe hier wie dort, also doppelt erfüllen können.

Allein mit alledem wäre das Problem der doppelten plasmatischen Organisation noch lange nicht erschöpft. Wie der sich entfaltende Keim, so ist schon der Plasmaleib des Eies rings um die Achse herum differenziert. Zum Beispiel bilden darin die Anlagen der ektodermalen Furchungszellen a, α, b, β, ein horizontales Quadrat, dessen Glieder in ihrem formbildenden Verhalten sämtlich verschieden und außer stande sind, sich gegenseitig zu vertreten. Und es ist klar, daß dieser Anlagenkomplex durch keine senkrecht stehende Trennungsebene, wie immer sie gerichtet wäre, in zwei einander oder gar dem Ganzen wesensgleiche Hälften zerschnitten werden könnte. Fände man also Zwillinge, die zweimal vier Ektodermzellen nach den Regeln der normalen Entwickelung gebildet haben, so müßte bei ihnen die Präformation der ektodermalen Vierzellengruppe unbedingt schon vor der Durchschneidung des Eies doppelt — nämlich beiderseits der künftigen Grenzfläche um je eine eigene, individuelle Achse herum — vorhanden gewesen sein. Und für die Gesamtorganisation des Eiprotoplasma gälte, wenn man noch höhere Stadien in Rechnung zieht, das gleiche.

Sollte sich aber zeigen, daß die Längsachse zweier neugeborenen Zwillingsbrüder nicht parallel zueinander, d. h. zur Eiachse gerichtet sind, sondern unter irgend einem Winkel divergieren, so träte die Notwendigkeit, aus ihrem typisch formbildenden Verhalten auf eine primäre, der Aufteilung vorausgehende Verdoppelung der Plasma-

organisation zu schließen, noch früher ein. Hätte doch in solchem Falle nicht einmal die strukturelle Hervorhebung der Längsachse, deren die Spindel der Zelle P_1 zu ihrer Einstellung bedarf, den Zwillingen auf dem Wege einfacher Zerschneidung der Eistruktur übertragen werden können. Und diese Möglichkeit ist darum für die Analyse bedeutungsvoll, weil ja nicht ausgeschlossen ist, daß die typische Entwickelung der Zwillinge gar nicht über die frühesten Stufen hinausreicht, oder ihre Kontrolle späterhin nicht mehr gelingt.

So sehen wir denn, daß die Geschichte der von Boveri entdeckten Einfachzwillinge uns unter Umständen ein höchst bemerkenswertes Problem in Aussicht stellt: zu fragen, wie eine solche totale oder partielle Doppelorganisation im Plasma des undurchschnürten Eis denn wohl entstehen möchte. Wird durch die Gegenwart zweier Spermien eine bereits vorhandene, typisch ausgeprägte Plasmaorganisation nach vorausgegangener Verdoppelung ihrer Elemente zum Zweifachtypischen umgeordnet? Wird sie zerstört und dann in Zweizahl neu aufgebaut? Oder aber: war vielleicht beim Eintritt der Dispermie noch gar keine Differenzierung des Zellleibes da, und ist unter der Herrschaft der vierpoligen Mitose die doppelte Organisation in ganz derselben Weise und zur selben Zeit gebildet worden, wie bei den monospermen Eiern die einfache?

Wie aber unser Urteil über die Herkunft der doppelten Plasmaorganisation sich auch gestalten möge, das eine wäre gewiß: daß durch die bloße Notwendigkeit, eine primäre Verdoppelung zuzugeben, ganz neues Licht auf das ökonomische Wertverhältnis der beiden konkurrierenden Hypothesen über den Sitz der Differenzierungsgründe geworfen würde. Einerseits erschiene der Kern als Beherrscher oder Wecker der plasmatischen Organisation und erwürbe dadurch in höherem Maße, als vielleicht bisher, das Vertrauen, selber ein hochkompliziertes Gebilde zu sein. Andererseits stellte sich die Wandelbarkeit des plasmatischen Baues unter der Herrschaft des Teilungsapparates als überaus seltsames Geschehnis dar; als ein Vorgang, der um so erstaunlicher wäre, je komplizierter man die zu verdoppelnde oder doppelt anzulegende Organisation zu denken hätte. Hieraus aber ergäbe sich abermals ein neues Moment zur ökonomischen Charakteristik unserer beiden Hypothesen: wir sähen uns gedrängt, das Plasma nach Möglichkeit zu entlasten. Das heißt, wenn sich zeigen sollte, daß doppelbefruchtete Einzeleier Zwillinge von vollkommener oder doch höherer Entwickelungsfähigkeit oder solche mit divergierenden Achsen zu liefern im stande sind, so gewänne die Hypothese der vorwiegend nuclearen Determination, die den größten Teil der präformierten Mannigfaltigkeit in den Kern und nur eine relativ geringe Komplikation in das Plasma verlegt, gegenüber der Annahme rein plasmatischer Organisation erheblich an Wahrscheinlichkeit.

4.

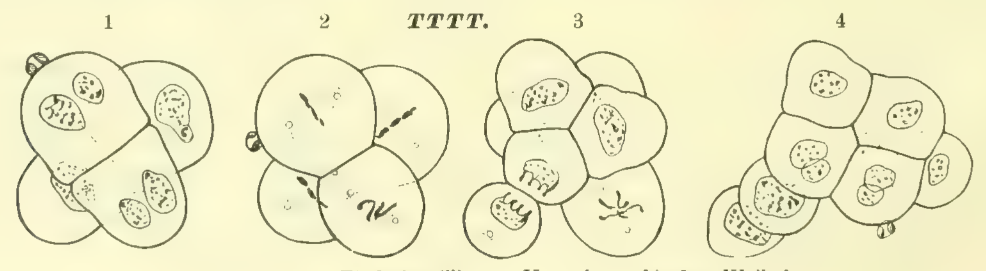
Wenden wir uns jetzt von der Theorie zur Prüfung des vorliegenden Tatsachenmaterials, so sehen wir das analytische Luftschloß, das wir gebaut haben, leider in Trümmer sinken.

Die zweimal-zweizelligen echten Zwillinge klüften sich, wie Boveri erkannte, nur noch um eine gewisse Anzahl von Stufen regelmäßig weiter, worauf sie stehen bleiben und langsam sterben. Aber darin läge kein Grund, den Zwillingsbrüdern die prinzipielle

Fähigkeit zur typischen Einzelentwickelung abzusprechen. Auch T-Riesen gehen ja ausnahmelos in den mittleren Stadien der Ontogenese ein; wie dort, so wäre auch bei den Einfachzwillingen die frühe Sterblichkeit als accidentelles, durch schädlichen Einfluß der Konfigurationsstörung auf die cytotaktischen Mechanismen, vielleicht auch durch angeborene Schwäche der dispermen Eier bedingtes Ereignis leicht zu entschuldigen. Der Nachweis typischer Entwickelungsfähigkeit jedes Einzelkeimes gälte vielmehr schon dann als erbracht, wenn sich zeigen ließe, daß ihre genealogische Entfaltung wenigstens noch um ein paar Stufen vorschriftsmäßig von statten ginge. Hierin aber versagt das Material. Die Verlötung der Zwillings-Individuen führt sehr bald eine derartig starke Dislokation der Elemente herbei, daß eine treffende Beurteilung des morphologischen Wertes und formbildnerischen Verhaltens aller einzelnen Zellen ganz unmöglich wird. Und es gelang mir nicht einmal, festzustellen, was doch so wichtig wäre: ob die Entwickelung des Ektoderms an beiden Einzelkeimen über seine vierzellige Stufe hinaus typisch verläuft. Der früher (p. 277, Fig. SSSS) erwähnte disperme Keim, dessen „Ektoderm" auf einer der typischen Periode VIII—XVI entsprechenden Teilungsstufe je einmal die vorschriftsmäßig inäquale Mitose der Zellen a und *α* erkennen ließ, kann nichts beweisen. Denn das Gebilde enthielt eine Keimbahnzelle zuviel, und darum blieb, trotz seiner zwillingsähnlichen Gestalt, zum mindesten zweifelhaft, ob es überhaupt als echte Zwillingsbildung betrachtet werden durfte.

Nach diesem Mißerfolge bauen wir unsere ganze Hoffnung auf die andere Möglichkeit, aus der Geschichte der Einzelzwillinge analytischen Vorteil zu ziehen: auf das Problem der Achsenstellung. Zur Beantwortung der Frage, ob die Achsen typisch entwickelungsfähiger Zwillingsbrüder immer genau parallel zur Eiachse gerichtet sind, oder aber divergieren dürfen, ohne daß die Fortentwickelung darunter litte, bedarf es ja zum Glück der älteren und allzuschwer zu kontrollierenden Zwillingskeime nicht. Im Gegenteil, die erste Klüftungsperiode, die auf das zweimal-zweizellige Stadium folgt, ist hierzu am allergeeignetsten; muß doch die Achsenrichtung eines jeden Individuums, falls überhaupt die Entwickelung typisch weiter geht, an der „axialen" Spindel seiner unteren Zelle P_1 unmittelbar zum Ausdruck kommen.

TTTT.

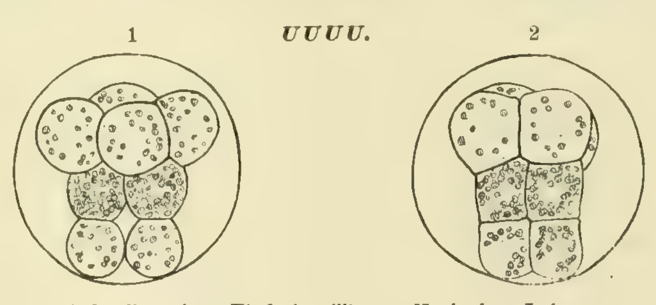


Vier konservierte Einfachzwillinge. Von einem *bivalens*-Weibchen.

Boveri bezeichnet die Spindelstellung der beiden Zellen P_1 als „ungefähr radial". Auch ich fand zahlreiche Zwillinge, bei denen die Spindeln der unteren Blastomere einen Winkel miteinander bildeten, oft 90° und mehr (Fig. TTTT). Und man könnte meinen, daß damit die Achsendivergenz entwickelungsfähiger Zwillinge entschieden sei. Allein so einfach ist das nicht. Zwischen dem Ende der Vierteilung, die das Zwillingspaar geliefert hat, und der Mitose seiner beiden unteren Zellen liegt eine Spanne Zeit, in der das ursprüngliche

Stellungsverhältnis der Achsen sich leicht durch Gleiten geändert haben könnte. Wenn man bedenkt, daß die aus parallelachsiger Vierteilung entstehende genau quadratische Anordnung dem Plateauschen Prinzipe sehr wenig entspricht, so wird man den Übergang derartig geborener Keime zur günstigeren Tetraëderstellung sogar für recht wahrscheinlich halten. Jedenfalls beweist die radiäre Lage der beiden unteren Spindeln noch lange nicht, daß die individuellen Achsen der Zwillingsbrüder von jeher schief zueinander gerichtet waren. Und da die Verdrehung der Achsen sogleich nach der Doppelmitose, ja selbst in deren letzter Phase geschehen sein könnte, so wäre der Nachweis eines unmittelbaren Ursprunges schiefgestellter Zwillingsachsen aus der Mitose erst dann erbracht, wenn man die schiefachsige Vierteilung des betreffenden Keimes selber beobachtet hätte. Hierzu fand ich niemals Gelegenheit. Und ob Boveri einen solchen Zusammenhang direkt gesehen hat, ist aus der Fassung seiner Schriften nicht zu entnehmen.

Andererseits gibt es Zwillinge von ausgezeichneter Entwickelungsfähigkeit, bei denen die Spindeln der beiden Zellen P_1 nicht radial, sondern sehr genau parallel zueinander und zur ursprünglichen Eiachse gerichtet sind. Solcher Zwillinge fand ich bei einem und demselben *univalens*-Weibchen drei. Sie hatten im Vierzellenstadium die Form eines regelrechten Quadrates, lieferten darauf durch je zwei horizontale und vertikale Mitosen eine allerliebste Zwillings-T-Figur, an der sogar die ungewöhnlich starke Dottergehalts-



UUUU.

2 Stadien eines Einfachzwillings. Nach dem Leben.

differenzierung des Eimaterials sich zwerghaft wiederholte (Fig. UUUU), behielten noch während der ganzen Ruheperiode die winkelrechte Anordnung bei und schoben ihre Zellen erst beim Eintritt der folgenden Klüftungen unregelmäßig übereinander. Möglich, daß diese drei hübschen Zwillingsbildungen durch irgend eine besonders kräftige, selbstordnende Tätigkeit ihrer ersten Zellen das übliche Zusammengleiten zum Tetraëder vermieden hatten.

Also auch in diesem Punkte Enttäuschung. Daß Zwillingskeime, deren Ventralfamilie sich bis zur nächsten Stufe typisch fortentwickelt, aus parallelachsigen Doppelmitosen hervorgehen können, ist gewiß; daß alle zu solcher Entwickelung befähigten Zwillinge, auch die späterhin schiefachsigen, den gleichen Ursprung haben, muß wenigstens als möglich zugegeben werden. Demnach scheint es, als sei die primäre Parallelstellung der Zwillingsachsen die Vorbedingung der typischen Entwickelungsfähigkeit. Wenn aber in der Tat die als „Zwillinge" bezeichneten Spalthälften eines dispermen Eies nur insoweit noch typische Formbildung zu leisten vermöchten, als die dazu benötigte plasmatische Organisation durch einfaches Zerschneiden der Eiorganisation auf sie übergehen kann, so deutete dies darauf hin, daß eine wirkliche, dem Schnitt voraus-

gehende Verdoppelung jener Mannigfaltigkeit eben nicht möglich ist. Damit aber wäre uns nicht gedient. Nur durch den Nachweis einer selbständigen Organisationsverdoppelung wäre neues Licht auf unsere Frage nach dem Sitz der Differenzierungsgründe geworfen worden.

Nach alledem lautet unser Urteil über den analytischen Wert der Einfachzwillinge für das Lokalisationsproblem durchaus negativ. Ihr von Boveri entdeckter Ursprung aus vierpolig verkoppelten Mitosen, der so ungemein wichtige Aufschlüsse zu versprechen schien, ist in Wirklichkeit ohne entscheidende Bedeutung. Und aus der Art ihrer Fortentwickelung über das zweimal-zweizellige Stadium hinaus läßt sich — soweit die bisherige Kenntnis reicht — nichts greifbares entnehmen.

C. Die Riesenzwillinge.

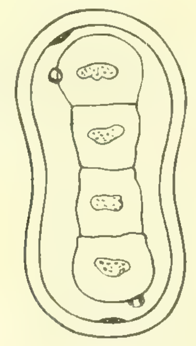
1.

Unter diesen Umständen darf und muß ein Material in den Kreis der Betrachtung hereingezogen werden, das diejenigen analytischen Eigenschaften, die wir an den Einfachzwillingen so sehr vermissen, zwar vollauf besitzt, das aber seinerseits mit einem nicht unbedenklichen Mangel behaftet ist. Es handelt sich um die früher (1898 b) von mir beschriebenen, aus doppelbefruchteten Rieseneiern hervorgehenden „Riesenzwillinge".

Beginnen wir — captatio benevolentiae — mit den Vorzügen unseres Materials, so lassen die Riesenzwillinge nicht den geringsten Zweifel darüber, daß hier die ganze, dreidimensional differenzierte Plasmaorganisation noch vor dem Abschluß der Doppelmitose in Zweizahl und räumlicher Sonderung vorhanden ist.

Das folgt zunächst aus dem Stellungsverhältnisse der Zwillingsachsen. Gleichsinnig-parallelachsige Orientierung der neugeborenen Individuen, wie sie bei Einfachzwillingen öfter, vielleicht sogar immer gefunden wird, kommt bei Riesenzwillingen nicht oder doch nur selten vor. In allen von mir gesehenen Fällen wenigstens bildeten die Dorsiventralachsen der Riesenzwillinge entweder — unter Wahrung der Gleichsinnigkeit ihrer Aufstellung — starke Winkel miteinander: so z. B. bei dem Dreifachzwilling, der im Beschreibenden Teile dieses Werkes geschildert ist; oder die Achsen der Individuen lagen in einer Flucht, aber entgegengesetzt, so daß die Brüder mit ihren dorsalen Zellen AB oder den ventralen P_1 zusammenhingen (Fig. VVVV) — ein Zustand, der sich offenbar als extreme Achsendivergenz gleichsinnig gerichteter Individuen verstehen ließe.

VVVV.



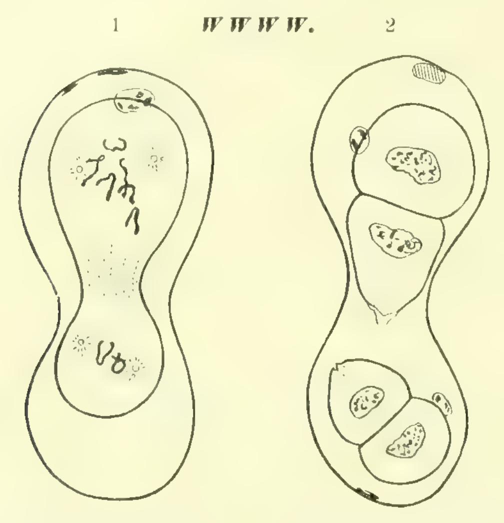
Zweifachzwilling im Stadium 2×II. Konserviert.

Schon allein die Tatsache, daß derartig orientierte und dabei typisch geformte Zwillinge aus der Mitose des Rieseneies unmittelbar — denn von dem Einwande nachträglicher Achsenverschiebung ist hier keine Rede — hervorgehen können, setzt eine vom Typus ab-

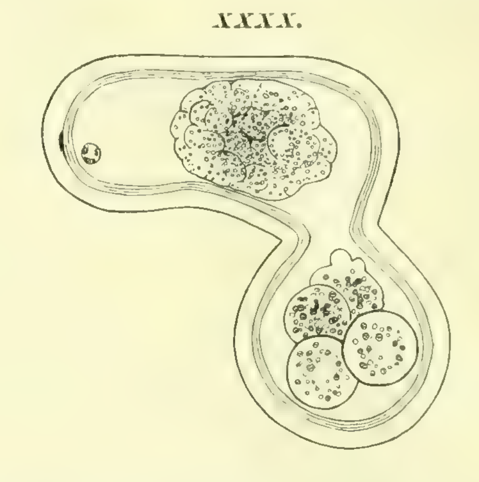
weichende Gruppierung gewisser Organisationsbestandteile im Riesenei voraus: unmöglich kann doch die vorschriftsmäßige Differenz je zweier Zellen und die Ungleichheit ihres Dottergehaltes unter der Herrschaft der normalen Eiorganisation, wie bei den Einfachzwillingen, zu stande gekommen sein. Unser Dreifachzwilling bewies das ad oculus. Vor seiner ersten Teilung hatte die Dotterwolke sich nicht, wie beim normalen Ei, an einem Pole, sondern genau in der Mitte des Plasmaleibes zusammengezogen (Taf. IV, Fig. 48): entsprechend war natürlich auch die plasmatische Ursache der Dotterverschiebung und ebenso die der ungleichen Zellengröße lokalisiert. — Nun lehrt die Geschichte solcher Riesenzwillinge des weiteren, daß ihre beiden ventralen Blastomere sich vorschriftsmäßig in der Richtung der individuellen Längsachse teilen und überhaupt durch mehrere Stadien zur typischen Fortentwickelung befähigt sind. Dann muß im Riesenei die hierzu nötige Plasmaorganisation, d. h. die strukturelle Hervorhebung der Längsachse und eine Anzahl dorsiventraler Differenzierungen doppelt, nämlich beiderseits der künftigen Zwillingsscheidewand in divergenter oder diametraler Lage vorhanden gewesen sein.

Um aber behaupten zu können, daß wirklich der gesamte am typischen Determinationsprozeß beteiligte Plasmabau auf beide Zwillingsbrüder übergehe, bedarf es höherer Stadien. Wir müssen zum mindesten erfahren, ob auch das primäre Ektoderm eines jeden Individuums durch völlig typischen Verlauf seiner Entwickelung das beiderseitige Vorhandensein der dazu erforderlichen circumaxialen Organisation dokumentiert. Und auch zu dieser entscheidenden Auskunft verhelfen uns die Riesenzwillinge. Zwar macht sich bei ihnen der Übelstand gestörter Konfiguration, den eine innige und dauernde Verlötung zur Folge haben muß, nicht minder geltend, als bei den Einfachzwillingen: liegt das Ektoderm im Bereich der Kontaktstelle, so schiebt es seine Zellen ebenso regellos wie dort durcheinander; liegt es frei, so erschwert und vereitelt die T-riesenartige Entwickelung das Kontrollieren der Genealogie. Aber die doppelbefruchteten Riesenkeime haben ein anderes, recht elegantes Mittel, uns zu überzeugen, daß jedes ihrer Zwillingskinder die ganze Eiorganisation ohne Abzug mitbekommt. Wie schon aus früheren Andeutungen zu entnehmen ist, liegen der simultanen Aufteilung eines doppelbefruchteten Rieseneies regelmäßig zwei völlig getrennte Spindelfiguren zugrunde, zwischen denen das Plasma — meist vor der Vollendung der beiderseitigen Mitosen — durchschnitten wird, ohne daß Chromosome daran beteiligt wären. Dieser rein plasmatische Trennungsvorgang führt nun gelegentlich aus irgend welchen, nicht sicher bekannten Gründen, vielleicht weil die Riesenschale besonders stark eingeschnürt, oder der Abstand zwischen den Chromosomengruppen von Anfang an ein ungewöhnlich großer war, zur vollkommenen Loslösung der beiderseitigen Plasmabezirke (Fig. WWWW, p. 286). Die so entstandenen isolierten, dem störenden Einflusse eines Kontaktverhältnisses entzogenen Einzelkeime sind, wie sich behaupten läßt, komplet entwickelungsfähig. Zwar wurde in den vier Fällen, die ich lebend fand und längere Zeit beobachten konnte, meine Hoffnung, zuguterletzt zwei fertige Zwillingswürmchen in der gemeinsamen Riesenschale umherkriechen zu sehen, allemal durch den vorzeitigen Tod der Keime vereitelt: es scheint, daß die primäre Zerreißung des Plasmakörpers doch einen dauernden Nachteil, vielleicht eine Wunde der Oberflächenschicht zur Folge hat (vgl. Fig. WWWW 2), woran die Embryonen früher oder später sterben. Aber das schadet nichts.

Über die kritische Stufe, in der die Entwickelungsart des primären Ektoderms offenbaren muß, ob das Plasma eines Einzelkeimes außer in der Achsenrichtung auch rund um die Achse typisch organisiert sei oder nicht, gelangten mehrere der isolierten Keime, ohne von der Bahn der regelrechten Entwickelung abzuweichen, erheblich hinaus (Fig. XXXX). Wenn aber



1 und 2 doppelbefruchtete Zweifachkeime. Konserviert. 1 im Begriff, sich in zwei getrennte Individuen aufzuteilen; 2 nach vollzogener Trennung.



Getrennter Dreifachzwilling, nach dem Leben. Das eine Individuum ist auf dem Stadium IV abgestorben, das andere hat sich bis zum St. XLVIII typisch entwickelt, blieb dann aber stehen, verfiel in „Framboisie“ und ging zu Grunde.

unter solchen Umständen die prinzipielle Entwickelungsfähigkeit getrennter Riesenzwillinge zum Typisch-Ganzen nicht zu bezweifeln ist, so hat es keinen Sinn, den übrigen Riesenzwillingsbildungen die gleiche Fähigkeit abzusprechen.

Riesenzwillinge, getrennte wie verlötete, besitzen also pro Kopf die ganze, dreidimensionale Organisation des Plasmaleibes. Und wenn nichts weiter gegen sie vorläge, so könnte die Schlußfolgerung, zu der die Einfachzwillinge uns nicht gelangen ließen, nunmehr in aller Ruhe und Sicherheit gezogen werden. Die Doppelorganisation dispermer Riesenkeime müßte, da ihre Bildung durch einfaches Zerschneiden des normalen Eibaues unmöglich ist, vor der Zwillingsteilung durch eine wirkliche Verdoppelung der Eiorganisation entstanden sein.

2.

Jetzt aber kommt der Punkt zur Sprache, der unbestreitbar die Riesenzwillinge den einfachen gegenüber in schweren Nachteil setzt, und der Boveri (1904b p. 411) sogar bestimmte, die Zwillingsbildung der Riesen als unmaßgeblich von der Beweisführung auszuschließen. Die Einfachzwillinge waren zur Lösung des uns beschäftigenden Problems, ob eine selbständige Organisationsverdoppelung möglich sei, wenigstens insofern durchaus qualifiziert, als über die primär einheitliche Beschaffenheit des zur Verwendung kommenden Plasmaleibes — des normalen Eies — kein Zweifel war: was etwa später von

echter Doppelorganisation sich darin finden sollte, das müßte im Anschluß an die disperme Befruchtung oder durch dieselbe de novo geschaffen sein. Anders bei den Riesen. Ein Riesenzwilling stammt von mindestens zwei ursprünglich isolierten, dann miteinander „verschmolzenen“ Eiern ab. Aber wer weiß, ob diese Verschmelzung eine wirkliche Vermischung und gegenseitige Durchdringung war; ob nicht vielleicht jedes Einzelei den Besitz an Plasmaorganisation, den es mitbrachte, trotz der äußerlichen Verschmelzung in allen wesentlichen Punkten aufrecht erhielt? Dann stünde natürlich der Zwillingsontogenese die doppelte Plasmaorganisation, deren sie bedarf, ohne weiteres zur Verfügung, und das Vorhandensein der Riesenzwillinge wäre in der Tat für unsere ganze Frage so gut wie bedeutungslos. —

Boveri freilich hält die Schwäche meines Materials dieser drohenden Gefahr gegenüber für größer als sie wirklich ist. Nach seiner Ansicht kommt Riesenzwillingsbildung nur dann zu stande, wenn die Eier sich erst nach Ausbildung der reifen und endgültig orientierten Furchungsspindel vereinigt haben, so daß eine Änderung der beiderseitigen Plasmapolarität gar nicht mehr möglich war. Und noch wahrscheinlicher ist ihm, daß beide Eier „erst bei Beginn der Furchung und ohne überhaupt ihre Protoplasmaleiber zusammenfließen zu lassen, in Kontakt getreten sind“ (1904 p. 413). — Das trifft aber bestimmt nicht zu. Der Dreifachzwilling, dessen Geschichte vom Dreifachriesenei an ich 1903 veröffentlicht habe, beweist ja allein schon das Gegenteil. Und wenn ich auch die Möglichkeit derartig später Verlötungen nicht leugnen will — habe ich doch selber (1898b Taf. XVII, Fig. 23) einen monströsen Fall beschrieben, wo allem Anscheine nach ein Stadium IV mit seiner Zelle P_2 den Anschluß vollzogen hatte —, so sind doch die echten Riesenzwillinge, deren Herkunft ich im Leben kontrollieren konnte, samt und sonders aus regelrecht verschmolzenen Riesen eiern hervorgegangen. Auch war die Verschmelzung immer lange vor Ausbildung der beiderseitigen Spindeln erfolgt. Und bei nicht wenigen der Riesenzwillinge, die erst auf höheren Stadien gefunden wurden, bewies das Vorhandensein eines einzigen zweiten Richtungskörpers von doppelter Größe und Chromosomenzahl unweigerlich, daß die plasmatische Gemeinschaft auch hier schon lange bestanden hatte. — Dagegen erkenne ich den Grundgedanken Boveris, daß a priori bei den Rieseneiern die Einzelorganisation der zur Verschmelzung kommenden Eier innerlich persistieren und so auf triviale Art die Zwillingsontogenese gewährleisten könnte, als richtig an. Und darum muß, ehe wir die Riesenzwillinge in unserem Sinne verwenden dürfen, der Zweifel an ihrer Kompetenz beseitigt sein.

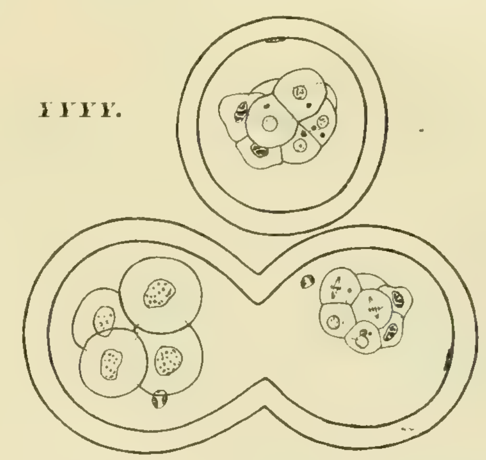
Vor Jahren hätte ich vielleicht eine schlagende Widerlegung des von Boveri erhobenen Einwandes in folgendem erblickt. Die gegenseitige Stellung der Riesenzwillingsbrüder ist, wie wir wissen, nicht regellos; sondern man findet die Individuen, wenn auch in wechselndem Grade divergent, doch allemal symmetrisch zu der sie trennenden Zwillingsfläche orientiert, als wäre eines das Spiegelbild des anderen; genau so, wie hemitrope Zwillingskristalle verwachsen sind. Natürlich muß die gleiche Symmetrie schon vor der Aufteilung des Rieseneies zwischen den beiderseitigen Plasmaorganisationen bestanden haben. Und ich hätte mir gesagt, daß diese Richtungsverwandtschaft der Organisationen zwar leicht durch ihren gemeinsamen Ursprung erklärt werden könnte, dagegen aber unbegreiflich sei, wenn die komplete Organisation der beiden Einzelkeime unmittelbar auf die der „verschmolzenen“ Eier zurückgeführt wird. Glaubte ich doch damals von einem

ganz ähnlichen Gesichtspunkte aus das Alter gewisser Riesenbildungen beurteilen zu dürfen. Ich fand unter den Zweifachriesen neben solchen, die einheitliche Richtungskörper abgeschnürt und damit ihre Verschmelzung im Ovocytenalter unweigerlich bewiesen hatten, zahlreiche andere, bei denen die Richtungskörperbildung zwar beiderseits getrennt, aber dafür an sehr genau diametral gelegenen Punkten geschehen war (1898b p. 649). Diese auffällige und bei der Häufigkeit ihres Vorkommens bestimmt nicht accidentelle Lagebeziehung schien mir ebenfalls auf eine frühzeitige Verschmelzung hinzudeuten. Es lag wohl nahe, zu denken, daß deutliche Korrespondenz zwischen getrennt auftretenden Leistungen eines Riesenkeimes nur dann bestehen könne, wenn zu der betreffenden Zeit die Fusion der Einzeleier das Stadium einer bloß äußerlichen Verlötung bereits überschritten hatte.

Heutzutage dürfen wir anderer Meinung sein. Wir wissen jetzt, daß die selbstordnende Wechselwirkung der beiden ersten Furchungszellen Mechanismen erfordert, die strukturell schon im Plasma des ungeteilten Eies vorgebildet sind. Nehmen wir an — was keine besonders große Zumutung bedeuten würde —, diese schichtartig präformierte, nach den Hauptebenen geordnete Struktur besäße schon vor der ersten Mitose cytotaktische Wirksamkeit; dann wäre durchaus begreiflich, daß zur Verschmelzung kommende Eier nicht richtungs- und regellos zusammengeschweißt würden, sondern daß sich auf Grund der beiderseits vorhandenen Mechanismen eine improvisierte, selbstordnende Wechselwirkung entspänne, die durch Drehung der Eier ein mehr oder minder weitgehendes Einvernehmen über die Hauptebenen der Organisation zu stande brächte. Derartig rektifizierte Riesen könnten genau diametrale Richtungskörper zeigen, auch wenn die Fusion der Einzeleier erst nach der Abschnürung derselben erfolgt war: die Eier samt Richtungskörpern hätten sich eben gedreht, bis ihre Achsen in eine Flucht und ihre ventrale Pole zusammenfielen. Und bei den Riesenzwillingen schlösse nach dem gleichen Rezept die obligatorische Symmetrie der Zwillingsbrüder noch lange nicht aus, daß jedes Einzelei die vollständige Organisation mit eingebracht, trotz der äußerlichen Verschmelzung bewahrt und einem der Individuen komplet überliefert habe.

Dennoch glaube ich beweisen zu können, daß diese Annahme und damit der Einspruch Boveris gegen die analytische Verwendbarkeit der Riesenzwillinge unhaltbar ist. — Wenn jedes Zwillingsindividuum seine plasmatische Organisation direkt von einem der Einzeleier bezöge, so müßte offenbar die Schnittebene, die bei der Aufteilung des Rieseneies die Zwillingsbrüder voneinander scheidet, mit der latenten Grenzfläche der beiden Eiorganisationen — wenigstens annähernd — identisch sein. Das aber ist ganz gewiß nicht immer der Fall. Die bloße Existenz der Dreifachzwillinge, deren Individuen je anderthalbmal so groß sind, als ein normaler Keim, ist Zeuge für das Gegenteil: natürlich müßte hier wenigstens eine der drei verbundenen Organisationen mitten durchgeteilt worden sein. Und sollte jemand die Beweiskraft dieser Gebilde durch den Hinweis zu bemängeln suchen, daß jede Hälfte eines Dreifachzwillings immerhin eine unversehrte Gesamtorganisation erhält, die beiderseits die Leitung der Ontogenesis übernehmen könnte, während die Halbstücke des zerschnittenen dritten Eies desorganisiert und gleichsam aufgesogen würden, so liefern uns die Zweifachzwillinge ein Material, das auch dieser schwächlichen Ausflucht entzogen wäre. Doppelbefruchtete Zweifachriesen, deren Aufteilung zu völliger Iso-

lation der Einzelkeime führt, liefern nicht selten Zwillingsbrüder von ungleicher Größe. An dem in Fig. WWWW (p. 286) dargestellten Päärchen erkennt man bereits einen deutlichen Größenunterschied. Die stärkste Differenz jedoch, die ich gefunden habe (Fig. YYYY), war so markiert, daß das kleinere Individuum höchstens die halbe Masse eines



Getrennter Zweifachriese, dessen rechter Einzelkeim, ein typisch gebildetes Stadium VIII—XII, kaum halb so groß ist, als normal. Darüber ein normales Ei. Konserviertes Präparat.

normalen Keimes besitzen konnte; dennoch hatte dieser niedliche Zwerg das Stadium VIII auf typische Weise erreicht und stand im Begriff, durch vorschriftsmäßige Teilung seiner Ektodermzellen zur zwölfzelligen Stufe überzugehen: ein sicherer Beweis, daß er im Vollbesitze einer dreidimensionalen Organisation auf die Welt gekommen war. Wäre nun der Riesenkörper wirklich aus zwei separat gebliebenen Einzelei-Organisationen zusammengeschweißt, so ist natürlich gewiß, daß bei seiner ungleichen Aufteilung das kleinere Produkt unter allen Umständen zu kurz kommen müßte. Irgend ein Teil des typischen Organisationsplanes fehlte ihm, und vorschriftsmäßige Entwickelung wäre ausgeschlossen. Also ist ganz unmöglich, daß ein komplet entwickelungsfähiger Zwillingszwerg, wie die hier beschriebenen, seine plasmatische Organisation unverändert von einem der verschmolzenen Eier geerbt haben sollte. Sondern spätestens bei der Aufteilung muß der typisch-proportionale Bau des ihm zufallenden Plasmabezirkes auf irgend eine Weise neu begründet worden sein.

Wenn aber die genetische Selbständigkeit der Plasmaorganisation für die zu klein geratenen, isolierten Zweifachzwillinge unweigerlich bewiesen ist, so wird man nicht zögern, dasselbe zugleich für die respektiven überlebensgroßen Zwillingsbrüder, die aus der nämlichen Teilung hervorgegangen sind, in Anspruch zu nehmen. Und hat man damit anerkannt, daß proportional vergrößerte Organisation auf selbständige Ereignisse zurückzuführen ist, fällt auch der Zweifel an der Beweiskraft äqual geteilter Dreifachzwillinge hinweg, gleichviel ob diese sich trennen oder verlötet bleiben.

Und so kommen wir zu dem Ergebnisse, daß bei den Riesenzwillingen, — mit vorläufiger Ausnahme genau äqual geteilter Zweifachzwillinge, — die plasmatische Organisation der Einzelkeime nicht unmittelbar auf die der verschmolzenen Eier bezogen werden kann. Es muß bereits vor der Aufteilung des Riesenkörpers, und zwar spätestens, wenn die Größe der beiderseitigen Individuen entschieden ist, ihr Plasmabau in seiner definitiven Form auf irgend eine Weise neu begründet worden sein. Damit aber ist die wichtige Frage, nach

deren Lösung wir strebten, beantwortet. Wir wissen jetzt, daß selbständige, durch die Doppelbefruchtung bedingte Neuorganisationen des Zellleibes jedenfalls vorkommen und möglich sind.

3.

Allein die weitere Analyse bietet uns noch erheblich mehr.

Gehen wir der früher — in Bezug auf die Einfachzwillingsbildung (p. 281) — bereits kurz formulierten Frage, wie denn eine solche Neuorganisation geschehen möchte, jetzt auf den Grund, so handelt es sich bei den ungleich aufgeteilten Zweifach- und allen Mehrfachzwillingen um zwei Hauptmöglichkeiten. Erstens könnten die beiderseits der künftigen Scheidewand neu begründeten Plasmaorganisationen auf der Basis der von den Einzeleiern mitgebrachten Einzelorganisationen, also vorwiegend durch Umordnung vorhandener Bauelemente entstanden sein; indem die verschmolzenen, normalgroßen Organisationen durch respektive Ausdehnung auf einen größeren und Zusammenziehung auf einen kleineren Plasmabezirk, eventuell durch Zerstörung überzähliger Elemente die Zwillingsteilung vorbereiteten. Zweitens aber besteht die Möglichkeit, daß eine Organisationsveränderung irgend welcher Art überhaupt nicht geschähe, weil in dem Riesenkörper zur kritischen Zeit noch gar keine Organisation vorhanden wäre: dann hätte sich die zweifache Differenzierung in den für die Zwillings-Individuen bestimmten Plasmabezirken völlig de novo ausgebildet. Welche von diesen Hauptmöglichkeiten ist ökonomischer?

Vielleicht wird mancher für die zuerst genannte Vermutung eingenommen sein. Und in der Tat ist der normale Entstehungsmodus, den sie voraussetzt, sympathischer als bei der anderen. Wenn man sich schon entschließen muß, die plasmatische „Organisation" des teilungsreifen Eies zuzugeben, so gewährt der Gedanke, daß auf die Herstellung des komplizierten Bauwerkes eine gehörig lange Zeit, und jedenfalls alle verfügbare, verwandt worden sei, eine gewisse Beruhigung: die Bildung der Organisation sollte mit der Geburt der Ovocyte begonnen haben und zur Zeit der Befruchtung — unserer kritischen Periode — fertig sein. Dieser naheliegenden Vorstellung gegenüber erscheint das normale Korrelat der zweiten Entstehungsmöglichkeit, wonach die lange Wachstumszeit der Ovocyte ungenutzt verstreichen, und der Aufbau der gesamten Organisation sich in den kurzen Zeitraum zwischen Befruchtung und Teilung zusammendrängen müßte, als ebenso arger wie unmotivierter Zeitverlust.

Allein die ökonomische Abschätzung der beiden Hypothesen über den Ursprung der Organisation hat eben auch der Tatsache gerecht zu werden, daß durch Doppelbefruchtung Doppelorganisation entsteht; und hierdurch verkehrt sich das aus dem Normalen abgeleitete Wertverhältnis in sein Gegenteil.

Wenn die Annahme gilt, das Plasma des normalen Einzeleies erhalte seine Organisation erst nach der Befruchtung, so läge die Erklärung für das Auftreten doppelter Organisationen nicht ferne. Aus dem „post hoc" würde mit einiger Wahrscheinlichkeit ein „propter hoc" zu folgern sein; dergestalt, daß der frisch entstandene, aus zwei Pronucleis und einem Zentrenpaare zusammengesetzte „Furchungskern" im Plasma des Eies, das ihn

konzentrisch umgibt, die Organisation hervorriefe. Dann aber müßten wohl in jedem dispermen, zwei räumlich getrennte „Furchungskerne“ enthaltenden Riesenleibe, gleichviel aus wieviel Eiern er sich zusammensetzt und wie sein Plasma sich auf die beiden Kerngruppen verteilen möge, zwei vollständige Organisationen gebildet werden. — Ganz anders, wenn das normale, also auch das Riesenei zur Zeit der Befruchtung bereits Organisation besitzt und diese darum im Falle der Dispermie zum zweifach-typischen geändert werden müßte. Jede solche Veränderung wäre echte Regulation!

Es wird aber nötig sein, erstens dies zu beweisen, zweitens darzutun, warum die Zumutung, hieran zu glauben, so schrecklich wäre.

Nehmen wir an, die typische Organisation des Eies sei vor der Befruchtung fertig, ihr Aufbau geschähe also in ätiologischer Unabhängigkeit vom Furchungskerne, so müßte doch unter allen Umständen die Ursache der Organisationsveränderung in dispermen Rieseneiern den doppelten Furchungskernen zugeschrieben werden. Die Vorgeschichte der Dreifachzwillinge macht dies überzeugend klar: weil hier zwei Spermien in den Gesamtkeim eingetreten sind, werden darin zwei vollständige, d. h. weibliches und männliches Kernmaterial und je ein Zentrenpaar enthaltende Furchungskerne angelegt; und unter der Herrschaft dieser Zweizahl verwandelte sich, falls unsere Annahme richtig ist, die dreifache Organisation des Riesenleibes in eine vergrößert-doppelte. Demnach übte zweifellos jeder Furchungskern des Rieseneies, — sei es als Ganzes, sei es durch seine Bestandteile — eine im Sinne des typischen Organisationsplanes ordnende Wirkung auf seine plasmatische Umgebung aus. Nun läge in diesem Verhalten der dispermen Riesenkeime, obwohl dabei etwas geschähe, was das normale Programm nicht kennt, unter einer Voraussetzung nichts regulatorisches: wenn irgend eine die typische Organisation begünstigende, vielleicht sie erhaltende Wechselwirkung zwischen dem Furchungskern und dem Eiprotoplasma auch in der normalen Ontogenesis bestände, so könnte diese selbe „Tendenz zum Typus“ unter abnormen Verhältnissen, wie sie die unegale Lage zweier Furchungskerne in einem Doppelei oder der Organisationsüberschuß der Mehrfachriesen mit sich brächte, eine improvisierte und dennoch typisch-verbessernd wirkende Umordnung zuwege bringen. Das Geschehnis fände sein völliges Analogon in jenen scheinbar regulatorischen Zellverschiebungen, durch die eine Anzahl von T-Riesen die Unordnung ihrer Blastomere zum Teil korrigiert (p. 227). Auch dort gelangt ein physiologischer Vorgang, der für gewöhnlich nichts sichtbares leistet, unter veränderten Bedingungen zur Sichtbarkeit, ohne daß dabei irgend ein der normalen Entwickelung fremder Mechanismus in Gang gesetzt worden wäre. — Davon aber kann keine Rede sein. Denn zwischen den beiderlei Geschehnissen besteht, was die Wahrscheinlichkeit ihrer normalen Voraussetzungen betrifft, ein himmelweiter Unterschied. Bei den abnormen und doch korrektiven Zellverschiebungen der T-Riesengeschichte ließ sich allemal zeigen, daß derjenige cytotaktische Mechanismus, dessen sie bedürfen, auch in der normalen Ontogenesis notwendig oder nützlich wäre: nämlich zur Aufrechterhaltung typischer, dem Plateauschen Prinzip aber nicht entsprechender und darum labiler Situationsverhältnisse. Daß aber eine zur Zeit der Befruchtung fertige plasmatische Organisation, deren Fortbestand im normalen Ei durch nichts bedroht erscheint, durch eine Tätigkeit des post festum gebildeten Furchungskernes überwacht und garantiert werden sollte, hat keinen Sinn. Es wäre die größte Verschwendung,

einen so überflüssigen und obendrein gewiß nicht billigen Erhaltungsmechanismus extra zu begründen; und wir könnten wohl sicher sein, daß in der normalen Entwickelung nichts der Art vorhanden wäre. — Unter solchen Umständen aber charakterisierte sich das Auftreten einer organisationsbestimmenden Betätigung des Furchungskernes, die wir für unsere doppelbefruchteten Rieseneier notwendig annehmen müßten, als *wirkliche Regulation*: sie würde mit Hilfe von Mechanismen durchgeführt, die in der normalen Ontogenesis überhaupt keine Verwendung finden.

Nun stände dieser Fall von echter Regulation in der Entwickelung von Ascaris *durchaus allein*. Für die gesamte Furchungsgeschichte und Organogenese unseres Wurmes sind regulatorische, mit außeretatmäßigen Mitteln arbeitende Selbstverbesserungen unerhört, und es wäre befremdlich, daß zwischen dem Anfange der Ontogenesis und ihrer Fortführung ein derartig prinzipieller Widerspruch bestehen sollte.

Aber die ganze Schwere der Mehrbelastung, die in der Annahme einer regulatorischen Umprägung der Organisationen durch doppelte Furchungskerne gelegen wäre, tritt doch erst dann hervor, wenn man *die Frage nach der Herkunft* eines solchen Geschehens in Rechnung zieht. Echte Regulationen können nach *Weismann* (1902 II, p. 26) für die *Erhaltung der Spezies so wichtig* sein, daß ihr Gebrauchswert die Beschaffungskosten übersteigt; wonach die Entstehung derartiger Regulationseinrichtungen der mechanischen Erklärung keine größere prinzipielle Schwierigkeit bereitet, als irgend andere zweckmäßige Vorgänge der Ontogenesis. Es ist aber klar, daß eine etwaige Befähigung der dispermen Ascarisriesen, ihre Plasmaorganisation regulatorisch umzuprägen, nicht unter diesem günstigen Gesichtswinkel betrachtet werden dürfte. Denn wenn die angenommene Regulation auch wirklich verhinderte, daß die Entwickelung einiger dispermen Rieseneier — die so selten sind! — von Anfang an in den Sumpf geriete, was hülfe das? Zwillingskeime sind ja infolge des gegenseitigen Kontaktes von der Entwickelung über die mittleren Stufen hinaus ein für allemal ausgeschlossen; — es sei denn, sie würden bei der Aufteilung völlig voneinander abgetrennt. Und sollte sich ein Päärchen der letztgenannten Art in guter Gesundheit (was mir bisher nicht vorgekommen ist) zum reifen Larvenstadium fortentwickelt haben, dann käme dieses eine unter Millionen normaler Konkurrenten gewiß nicht an seinen Bestimmungsort im Pferdedarm; und von einer Vererbung des regulatorischen Talentes wäre immer noch keine Rede.

Genug, man sieht: die mechanistische Legitimierung eines Regulationsgeschehens, wie wir es brauchten, läge außerhalb des Bereiches jeder Möglichkeit. *Man wäre genötigt, zwecktätige Ursachen heranzuziehen.* Allein die Annahme dieser ultima ratio führte so tief in das Ungewisse hinein, so ganz ans Ende der ökonomischen Stufenleiter, daß jede beliebige Hypothese über den Ursprung der Riesenzwillinge, die uns die Forderung einer regulatorischen Organisationsveränderung erspart, *vor* jener Annahme rangieren müßte.

Dann aber sind wir einfach verpflichtet, der zweiten von uns zur Wahl gestellten Hauptmöglichkeit den Vorzug zu geben. Wir halten bis zum Beweise des Gegenteils für ausgemacht, daß *Mehrfachzwillinge und unegal aufgeteilte Zweifachzwillinge ihre doppelte, von den normalen Größenmaßen abweichende Organisation nicht sekundär durch Umordnung fertig übernommener Bauelemente, son-*

dern primär und ganz in der gleichen Weise gewinnen, wie ein normales Ei seine Einzelorganisation erhält. Das zusammengesetzte Gebilde, das wir als „Furchungskern" bezeichnen, ruft früher oder später in der Protoplasmahülle, die es konzentrisch und mehr oder minder deutlich abgegrenzt umgibt, die Organisation hervor. Ihr Maßstab ist aber nicht typisch vorgeschrieben, hängt auch nicht etwa von der Anzahl im Furchungskern vereinter Chromosome ab, sondern richtet sich nach der Größe der einem Furchungskerne als Wirkungsbereich zugewiesenen Protoplasmamenge. So entsteht im normalen Ei die einfache Organisation; in dispermen Riesenkörpern werden ohne Rücksicht auf die Anzahl verschmolzener Eier und auf die relative Größe der individuellen Plasmabezirke zwei vollständige, typische Organisationen ausgebildet.

4.

Es ist nicht der kleinste Vorzug dieser Hypothese, daß sie auch andere Tatsachen der Ascaristeratologie, auf die sie nicht gemünzt worden war, leicht und zwanglos erklärt.

Genau symmetrisch aufgeteilte Zweifachzwillinge — die einzigen, bei denen die doppelte Organisation vermöge ihrer normalen Größe direkt auf verschmolzene Einzelorganisationen bezogen werden könnte —, verlieren jetzt ihre Sonderstellung. Diese Zwillinge verdanken ihr Dasein ganz einfach dem Umstande, daß in gewissen disperm befruchteten Zweifachriesen, wahrscheinlich den gesünderen, die beiden Furchungskerne sich gleichmäßig in das Plasma teilen; so wie ja auch unser Dreifachzwilling (Taf. IV) durch eine besondere, symmetrische Stellungnahme der Furchungskerne in zwei genau gleichgroße Individuen zerlegt worden ist. Daß aber bei der Halbierung eines Zweifacheies die normale Keimes- und Organisationsgröße wiederum resultiert, ist gleichsam zufällig und bedeutungslos.

Mehr noch fällt folgendes ins Gewicht. Die Tatsache, daß monosperme Rieseneier einer typischen und vollständigen Einheitsentwickelung als „echte Riesen" fähig sind, enthält im Hinblick auf den Ursprung der hierzu benötigten vergrößert-typischen Einzelorganisation ein nahe mit unseren letzten Studien verwandtes Problem. — Wenn die betreffenden Rieseneier sehr frühe verschmolzen, oder gar — wie das Sala (1895) für manche der von ihm gesehenen Doppeleier annahm — durch den Hinwegfall einer programmgemäß letzten Keimzellenteilung entstanden wären, so bereitete das Vorhandensein echter Riesen der Hypothese, daß die Plasmaorganisation schon in der Ovocyte vollendet werde, keine besondere Schwierigkeit. Man würde sich sagen, in der nach Plasma- wie Kernsubstanz proportional vergrößerten Riesenovocyte sei, wie sonst, eine einheitliche Organisation, nur eben von doppeltem Größenmaß zur Ausbildung gekommen. Allein die Vorgeschichte der echten Riesen ist eine andere. Ich habe gezeigt (1898 b p. 644), daß vielleicht alle, sicher die meisten Rieseneier und jedenfalls viele von denen, die echte Riesen liefern, durch nachträgliche Verschmelzung freier Ovocyten entstanden sind; und in nicht wenigen der für uns wichtigen Fälle deuten die Indizien der Schalenform und Richtungskörperbildung weit eher auf ein spätes, als auf ein frühes Datum der Verschmelzung hin. Zwischen echten Riesen und vielen Riesenzwillingen besteht in diesem Punkte durchaus kein erkennbarer Unterschied.

Hierdurch aber wird unser Urteil über den möglichen Ursprung der Einheitsorganisation in Rieseneiern ganz wesentlich berührt. Wenn mehr oder minder befruchtungsreife Ovocyten mit vorgeschrittenem oder völlig fertigem Plasmabau verschmolzen sind, so enthält ja das Produkt zunächst eine mehrfache Organisation, die, ehe noch die Ontogenesis des echten Riesen begänne, durch irgend eine Umordnung zu einer einheitlichen zusammengezogen werden müßte. Das könnte z. B. durch gegenseitige Anziehung der gleichnamigen Bauelemente geschehen, oder dadurch, daß nach der monospermen Befruchtung der Furchungskern eine ordnende und umprägende Tätigkeit entfaltet: beides wäre teleologische Regulation; denn es hätte weder Sinn, für die normale Entwickelung entsprechende Vorgänge anzunehmen, noch auch zu glauben, daß eigens zum besten der monospermen Rieseneier mechanistisch begreifbare Regulationsapparate geschaffen worden seien.

Von allen diesen in ökonomischer Hinsicht höchst ungünstigen Eventualitäten hat uns das Schlußergebnis unserer Analyse über die Herkunft der Riesenzwillinge im voraus befreit. Da nach unserer Überzeugung die Organisation des normalen Eies sich erst nach vollzogener Befruchtung unter der Herrschaft des Furchungskernes bildet, so findet auch im monosperm befruchteten Riesenei der Furchungskern nichts vor, was er, ehe die Entwickelung beginnen kann, zu regulieren hätte. Er bewirkt in dem Plasma, das ihn kugelig umgibt, auf typische Weise die einheitliche Organisation.

D. **Offene Fragen der Zwillingsbildung.**

Die Geschichte der doppelbefruchteten Ascariskeime enthält jedoch noch einige Probleme, die auch mit Hilfe unserer Lehre über die Organisationsentstehung nicht sicher oder vorläufig gar nicht zu lösen sind. Um nun die kausale Bilanz der Ascarisentwickelung nach Möglichkeit abzuschließen, und weil ich fürchte, daß die erwähnten Punkte, wenn ich sie ganz im Dunkeln ließe, als Schlupfwinkel teleologisch-regulatorischer Beurteilung dienen könnten, so soll von ihnen noch kurz die Rede sein.

1.

Wie kommt es wohl, daß die zwei Organisationen, die von den räumlich so weit getrennten Furchungskernen eines dispermen Rieseneies hervorgerufen werden, allemal spiegelbildlich zueinander gelagert sind? — Der auf den ersten Blick nächstliegende Gedanke, daß eine wechselseitig richtende Beziehung von Kern zu Kern bestehen möchte, die dann in mehr oder minder gleichsinniger Orientierung der Organisationen zum Ausdruck käme, wäre nicht ungereimt; denn gegen das normale Korrelat einer solchen Hypothese: die Annahme typisch richtender Wechselwirkungen zwischen Kernen oder Kernbestandteilen, die gleichzeitig in einer Zelle enthalten sind, z. B. zwischen den beiden Pronucleis des Eies oder den Chromosomen unter sich, wäre nicht viel einzuwenden. Aber solche Geschehnisse, falls sie wirklich existieren, betätigten sich am normalen Keim in engster Nähe; und daß sie bei Riesen auf so viel größere Distanz hin wirksam bleiben sollten, klingt kaum wahrscheinlich. Vielleicht sind in der Tat, wie früher schon einmal an-

gedeutet wurde (p. 288), die cytotaktisch wirksamen „Plasmaschichten" — die dann nur etwas früher, als unter normalen Verhältnissen eigentlich nötig scheint, in Aktion treten müßten — dabei im Spiel: sie bewirkten eine gegenseitige Drehung der im Entstehen begriffenen Nachbar-Organisationen und damit die Gleichsinnigkeit und Gemeinsamkeit gewisser Hauptebenen.

Noch seltsamer erscheint mir der Umstand, daß die zwei Kerne bei manchen Riesen — vielleicht den gesünderen — die Punkte finden, von denen aus der plasmatische Riesenleib in zwei identische Portionen zerlegt werden kann: die Massenmittelpunkte zweier Plasmahälften. Wenn es sich nur um die symmetrisch aufgeteilten Zweifachzwillinge handelte, so läge die Vermutung, jeder Kern habe seinen alten Platz im Zentrum seines Einzeleies beibehalten, nahe genug; und ich verfüge zurzeit nicht über Beobachtungen an lebenden Doppelzwillingen, die das mit Sicherheit widerlegen könnten. Allein die Vorgeschichte des im Beschreibenden Teil geschilderten Dreifachzwillings (Taf. IV, Fig. 44—48) zeigt, daß eine so einfache Deutung des Phänomens nicht zulässig ist. Wo die ursprüngliche Lage der Furchungskerne den Massenmittelpunkten je einer Riesenhälfte nicht entspricht, verlassen sie ihren Ort und begeben sich durch Wanderung an ihre neuen Plätze. Der interessante Dreifachkeim lehrt uns sogar noch mehr. Weder die äußere Form des Riesengebildes noch etwa auch das absolute Größenmaß des normalen Plasmaleibes kann bei der symmetrischen Placierung der Furchungskerne als dirigierender Faktor beteiligt sein. Vermochte doch der untere Kern seinen Anspruch an eine volle Hälfte des dreifachen Riesenkörpers durchzusetzen, obwohl ihn seine ursprüngliche Lage in einer abgeschnürten, nach Form und Größe von dem normalen Eileib kaum verschiedenen Plasmamasse von vornherein auf ein verkürztes Erbteil zu verweisen schien. Und dabei war der Kern, als wenn er die Gleichgültigkeit der äußeren Formverhältnisse eigens demonstrieren sollte, auch noch genötigt, mitten im Engpaß Stellung zu nehmen! Was für feine Wechselwirkungen zwischen Kern und Zellleib spielen da wohl hinein? Das Protoplasma, das vom Furchungskern auf irgend eine Weise den Anstoß erhält, sich um ihn herum zu organisieren, übt seinerseits bestimmenden Einfluß auf die Lage seines „Beherrschers" aus, indem es ihn in das Zentrum seines Bereiches drängt. — Es ist aber klar, daß die zentrierende Wirkung des Zellprotoplasma auf den Furchungskern, die bei den Riesenzwillingen so auffällige Kerndislokationen zur Folge haben kann, in der normalen Entwickelung ebenfalls vorhanden und für entsprechende Geschehnisse notwendig, demnach nicht regulatorisch ist.

2.

Vor allem aber bedarf das Verhältnis der von Boveri entdeckten „Einfachzwillinge" zu alledem, was über die Geschichte der Riesenzwillingsbildungen ermittelt werden konnte, einer Erörterung. Diese seltenen Keime stehen zur Zeit, da ja die deskriptive Hauptfrage, ob ihre beiden Individuen mit der kompleten Entwickelungsfähigkeit ausgestattet sind oder nicht, noch der Beantwortung entgegensieht, etwas im Hintergrunde. Es ist jedoch gewiß, daß sie im einen wie im anderen Falle erhebliche Bedeutung für die weitere Analyse des Organisationsproblems gewinnen werden. Und da auf eine baldige Entscheidung der schwebenden Frage kaum gehofft werden kann, so halte ich zur Ver-

meidung möglicher Mißverständnisse eine Darlegung der Konsequenzen, zu denen jede von beiden Lösungen uns führen würde, schon hier für angebracht.

Sollte sich zeigen, daß ein disperm befruchtetes Einzelei nur die axiale Differenzierung der Ventralfamilie doppelt, die circumaxiale Entfaltung des Ektoderms aber einheitlich vollzieht; wonach wir annehmen müßten, der ganze Prozeß geschehe auf Grund einer einheitlichen Plasmaorganisation, und die Verdoppelung der Ventralfamilie samt Keimbahn sei nur die Folge vertikaler Durchschneidung derselben, — so ständen wir vor dem Problem: warum wird das Plasma des dispermen Einzeleies nur einfach, dasjenige des Rieseneies doppelt organisiert? — Es wäre jedoch nicht gar so schwer, einen Unterschied zwischen beiden Kategorien aufzuzeigen, der die Differenz ihres organisatorischen Verhaltens bewirken könnte. Disperme Einzeleier sind immer kugelrund, und was sie an Kernen und Sphären enthalten, liegt bis zum Ende der Ruhezeit in einer Gruppe beisammen; weshalb auch allemal eine gemeinsame, vierpolig verkoppelte Teilungsfigur gebildet wird. Anders bei Riesenkeimen. Hier legen sich, soweit meine Kenntnis reicht, in dem oblongen, oft sogar eingeschnürten Plasmaleibe ausnahmelos zwei völlig getrennte Spindeln an; und wir wissen bestimmt, daß in manchen Fällen, z. B. bei unserem Dreifachzwilling, eine entsprechende Scheidung des Kern- und Sphärenmaterials in zwei getrennte Gruppen schon lange vor der Mitose bestanden hat. Zuweilen läßt die ganze Gestaltung des Riesenkeimes sogar keinen Zweifel darüber, daß die gesonderte Existenz der beiden Furchungskerne eine primäre ist, d. h. unmittelbar anknüpft an die der beteiligten Einzelkerne; sei es nun, weil zwei befruchtete Eier, ohne ihre Kerne zu einer zentralen Gruppe zu vereinigen, verschmolzen worden sind, oder weil doppelte Befruchtung eines Riesen eintrat, ehe die Fusion der Einzeleier entsprechend weit gediehen war, oder aus ähnlichen Gründen. Ob aber auch das Gegenteil zuweilen geschieht, ob in gewissen Fällen die anfangs einheitliche Kerngruppe eines dispermen Riesen nachträglich in zwei getrennte Furchungskerne auseinandergezogen wird, das wissen wir nicht; gesehen habe ich es nie. — Und hierauf gründet sich die Möglichkeit einer billigen Hypothese über die Ursachen einfacher und doppelter Organisation in dispermen Keimen. Es dürfte bis zum Beweis des Gegenteiles behauptet werden, daß alle echten Riesenzwillinge aus Rieseneiern mit primär getrennten Furchungskernen hervorgegangen seien. Hielte man dies mit der abweichenden Entwickelungsart der dispermen Einzeleier zusammen, so folgte ohne weiteres, daß die Anzahl der zur kritischen Zeit vorhandenen selbständigen „Furchungskerne“ die Zahl der zu bildenden Organisationen unmittelbar bestimmt. Nach dieser Regel lieferten die unvollständig verschmolzenen dispermen Riesen Doppelorganisation und echte Zwillinge; bei Einzeleiern mit ihrem primär einheitlichen Furchungskerne wäre das — trotz seiner doppelten Centrosomenpaare! — ausgeschlossen.

Im allgemeinen spricht aber wohl mehr dafür, daß auch die „Einzelzwillinge“ wirklich echte, komplet entwickelungsfähige Zwillinge sind. Sollte diese Vermutung und damit die Notwendigkeit, auch den dispermen Einzeleiern den Besitz eines doppelt organisierten Plasma zuzuschreiben, durch weitere Untersuchungen bewiesen werden, so schiede natürlich die Gruppenbildung der ruhenden Kerne aus der Liste organisationsbestimmender Faktoren aus: die Dispermie an sich, das Vorhandensein zweier männlichen Pronuclei und zweier Zentrenpaare — vermutlich aber nur das letztere —

wäre die unbestrittene und zureichende Ursache doppelter Organisation. Es müßte gefolgert werden, daß jedes disperm befruchtete Einzel- oder Vielfachei, gleichviel ob seine Kerne und Sphären von Haus aus in zwei Gruppen getrennt oder nahe beisammen liegen, zwei selbständige Organisationsmittelpunkte enthält, die ihren programmgemäßen Einfluß auf das Plasma erfolgreich geltend machen; und daß die zentrierende Rückwirkung der beiden im Werden begriffenen Organisationen auf ihre Erreger diese selbst, dafern sie ursprünglich in einer Gruppe lagen, früher oder später — spätestens bei der Mitose — auseinandertreibt. Hierdurch fiele zugleich ein neues Licht auf den Ursprung der Doppelkernigkeit in Zwillings-Rieseneiern. Es würde jetzt überaus wahrscheinlich, daß das Vorhandensein zweier getrennten Furchungskerne keineswegs immer ein primäres sei, sondern auch neuerdings entstehen könne, indem manche disperme Riesenkeime ihr Kern- und Sphärenmaterial, das anfangs dicht beisammen lag, späterhin, — aber immer noch einige Zeit vor der Mitose — in zwei Gruppen schieden. Und so gälte denn in der genetischen Hauptfrage für Riesen, trotz ihrer ursprünglichen Vielgestaltigkeit, und Einzeleier das gleiche: wenn sie disperm befruchtet sind, bildeten sie doppelte Organisation und lieferten echte Zwillinge.

Um so befremdlicher wäre der Umstand, daß die zur Zwillingsentwickelung berufenen Einfach- und Rieseneier in mehreren Punkten ihres Detailverhaltens dennoch starke Differenzen zeigen. Disperme Einzeleier sind bis zum Beginn der Mitose kugelrund, Rieseneier mehr oder minder oblong oder gar sanduhrförmig eingeschnürt; jene bilden vierpolig verkoppelte Teilungsfiguren, diese, deren Kern- und Sphärenmaterial im voraus in zwei Gruppen geschieden war, zwei völlig getrennte Mitosen. Die Achsen neugeborener Einfachzwillinge liegen genau parallel oder divergieren höchstens um einen mäßigen Winkel, bei Riesenzwillingen ist die Achsendivergenz immer bedeutend und erreicht unter Umständen 180°. Woher diese Unterschiede?

Zunächst bemerkt man leicht, daß das scheinbar dreiteilige Problem einer bedeutenden Kürzung zugänglich ist, indem zwei der widersprechenden Merkmalspaare fast sicher in unmittelbarem Kausalkonnex stehen: die Form des zur Teilung bereiten dispermen Eies und der gegenseitige Abstand der in ihm enthaltenen Organisationsmittelpunkte; nur fragt sich, welches von beiden Momenten wir als die Ursache des anderen betrachten sollen. Es wäre a priori denkbar, daß die dauernde Kugelform des doppelbefruchteten Einzeleies alle Kerne und Sphären gewaltsam dicht zusammenhielte, während die oblonge, vielleicht noch von der Verschmelzung herrührende Gestalt der Riesen das Auseinandergehen der Furchungskerne erleichterte oder bewirkte; aber auch das Gegenteil: die Stellung der Organisationsmittelpunkte könnte durch fremde Faktoren primär bestimmt und ihrerseits die Ursache der jenachdem runden oder gestreckten Gesamtform des Plasmaleibes sein. Allein wir bleiben über diesen Punkt nicht lange im Zweifel. Der Dreifachzwilling unseres Beschreibenden Teiles belehrte uns ja auf wahrhaft drastische Weise, daß eine von Anfang an vorhandene starke Einschnürung seines Plasmaleibes für die endgültige Aufstellung seiner Organisationsmittelpunkte ohne Bedeutung war. Die beiden Furchungskerne wählten ohne jede Rücksicht auf die Gestalt des Plasmakörpers ihre Plätze. Und wenn der Umriß der eingeschnürten Schale es zugelassen hätte, so würde ganz zweifellos aus Anlaß der Kerndislokation eine entsprechende Formveränderung des dreifachen Riesenleibes eingetreten sein. — Da aber unter solchen Umständen niemand glauben wird, bei anderen Zwillingskeimen be-

stimme umgekehrt die Form des Protoplasmaleibes Lage und Abstand der Furchungskerne, so darf die auffallende Formdifferenz dispermer Einzel- und Rieseneier durchweg als Folge der (durch eigene Ursachen bedingten) Gruppenbildung ihrer Kerne betrachtet werden. Erfreulicherweise besteht nun aber die Möglichkeit, auf dieses gleiche Problem der Kerngruppierung auch noch das dritte Moment, worin die Einzeleier sich von den Riesen unterscheiden: die gegenseitige Lage der Zwillingsachsen, zwanglos zurückzuführen. Es hat nämlich ganz den Anschein, als ändere sich die Divergenz der Zwillingsachsen proportional dem Abstande der Furchungskerne. Liegen die Kerne und Zentren bis zum Schluß in einer geschlossenen Gruppe beisammen, so divergieren später die Achsen der Individuen wenig oder gar nicht; bei weitestem Abstande der Kerne tritt diametrale Achsenstellung ein; und möglicherweise verbindet eine kontinuierliche Reihe von Mittelstufen die beiden Extreme. Eine derartige Beziehung würde natürlich den Gedanken nahelegen, daß der Neigungswinkel der Zwillingsachsen von dem wechselnden Abstande der Furchungskerne auch kausal abhängig sei. Und in der Tat wäre es nicht schwer, einen Kausalzusammenhang auszudenken, der, ohne regulatorisch zu sein, die Proportionalität zwischen Kerngruppierung und Achsendivergenz vermitteln könnte. Nehmen wir an, die Furchungskerne, durch deren Einfluß die doppelte Organisation hervorgerufen wird, seien mit einer ihrem Abstande umgekehrt proportionalen Energie bestrebt, sich gleichsinnig und parallelachsig nebeneinander aufzustellen, so würde hiermit nichts unbedingt neues, d. h. regulatorisches in die Entwickelung eingeführt; denn es ist glaubhaft, daß auch unter normalen Verhältnissen eine gleichsinnig ordnende Wechselwirkung zwischen Kernen oder Chromosomen vorhanden sei. Und andererseits nehmen wir an, daß jene cytotaktischen Mechanismen, die wir uns schon im Ei für künftige Funktion bereitstehend denken dürfen, die beiden Organisationen in statu nascendi derartig gegeneinander zu drehen strebten, daß die Dorsiventralachse der einen genau mit der der andern zusammenfiele. Dann wirkten zwei widerstrebende Drehungstendenzen auf die Zwillingsachsen ein: die dem Grade nach wechselnde der Furchungskerne und die konstante der Organisationen. Und es ist klar, daß je nach der Größe des ersten Faktors das zu erwartende Resultat der zweifachen Beeinflussung verschieden wäre. Liegen die Furchungskerne — wie bei den Einfachzwillingen — zu einer geschlossenen Gruppe zusammengedrängt, so überwöge ihre gegenseitige Drehungstendenz; sie selbst und die Achsen der von ihnen hervorgerufenen Organisationen ständen parallel. In dem Maße aber, wie die Kerne sich voneinander entfernten, minderte sich ihr Einfluß, die abweichende Drehungstendenz der plasmatischen Organisationen käme zur Geltung und erzwänge endlich bei hinreichend weitem Abstand der Kerne das diametrale Zusammenfallen der Zwillingsachsen.

So hätte sich denn das dreifache Problem der Widersprüche zwischen den Zwillingskeimen auf ein einfaches reduziert. Es gälte noch einen nicht-regulatorischen Zusammenhang aufzufinden, der uns erklären würde, warum die Kerne und Sphären dispermer Rieseneier stets zwei getrennte Gruppen bilden, eventuell zur Zeit der Organisationsentstehung eigens auseinandergehen, — bei dispermen Einzeleiern aber alles Kern- und Sphärenmaterial in einer geschlossenen Gruppe beisammen bleibt. Da wir nach früheren Ergebnissen außer stande sind, im Protoplasma der Einzel- und Rieseneier primäre Unterschiede von einer so weittragenden Bedeutung zuzugeben, so kommt als Ursache der zu erklärenden Differenz

eigentlich nur noch dasjenige Moment in Frage, worin die beiderlei Keime sich auf den ersten Blick unterscheiden: ihr ungleicher Gehalt an weiblichen Pronucleis. Während das disperme Einzelei immer nur einen einzigen weiblichen Vorkern besitzt, enthält ein Riesenei deren mindestens zwei, hat also im Falle der Doppelbefruchtung für jedes eingedrungene Spermium einen weiblichen Partner bereit. Ist es so ungereimt, hierin den Gegensatz erblicken zu wollen, der die betreffenden Keime auf ungleiche Bahnen führt? Ich denke nein. Nehmen wir an, in der normalen Entwickelung bestehe zwischen männlichem und weiblichem Vorkern wenigstens zeitweilig Attraktion, und zwar eine solche, die auf irgendwelcher feinen, chemischen Verschiedenheit der beiden Gebilde beruhte, so bliebe diese Annahme durchaus im Rahmen der Wahrscheinlichkeit: die Vorgeschichte der beiden Kerne, wie ihr Verhalten im Ei deuten wirklich auf eine derartige Beziehung hin. Aus dieser einfachen und nichts weniger als gewagten Hypothese aber ergäben sich für den Fall der Doppelbefruchtung Konsequenzen, in denen das, was wir brauchen, sogleich enthalten wäre. Da gemäß unserer Annahme die Attraktion nur zwischen Vorkernen ungleichen Geschlechtes wirken soll, so verständen wir, daß die vier Kerne eines disperm befruchteten Doppeleies sich zu zwei Päärchen zusammenfinden, von denen jedes innig verbunden ist, aber vom andern nichts wissen will; wenn dann in der kritischen Zeit die beiden Organisationen, von je einem Zentrenpaar oder männlichen Pronucleus geweckt, zur Ausbildung kämen, so trieben sie in der früher dargelegten Weise ihre Organisationsmittelpunkte als isolierte Furchungskerne auseinander. Nicht so im dispermen Einzelei. Auch hier beständen zwei Organisationsmittelpunkte, die sich im Moment der Betätigung voneinander zu entfernen strebten. Allein der einzig vorhandene weibliche Pronucleus hielte beide männlichen Bewerber und damit zugleich die Zentrenpaare dauernd in einer Gruppe zusammen.

Wenn also später einmal der Nachweis gelingt, daß doppelbefruchtete Einzeleier in der Tat — wie ich vermute — echte Zwillinge zu liefern befähigt, also mit doppelter Plasmaorganisation versehen sind, dann würde der charakteristische Unterschied ihres speziellen Verhaltens gegenüber dem dispermer Riesen ohne besondere Mühe und jedenfalls ohne Inanspruchnahme außernormaler, d. h. regulatorischer Wirkungen erklärbar sein. Und sollte das deskriptive Problem zugunsten der anderen Möglichkeit entschieden werden, wonach ein dispermes Einzelei nur eine einzige Organisation zu stande brächte, so gälte doch für ihre nicht-regulatorische Erklärbarkeit genau das gleiche. Von den „Einfachzwillingen" droht unserem mechanistischen Erklärungsbestreben also in keinem Falle Gefahr.

3.

Endlich darf an dieser Stelle ein Vorgang aus der Geschichte der doppelbefruchteten Ascariskeime nicht verschwiegen werden, der mir wirklich rätselhaft geblieben ist: die ebenso komplizierte als ausgiebige Umordnung der Vorkerne bei unserem Dreifachzwillinge, — ein Geschehnis, dessen äußeren Hergang ich im Beschreibenden Teile (p. 27, Taf. IV, Fig. 44—48) genau, doch ohne Kommentar, geschildert habe.

Leider gelang es nicht einmal, das deskriptive Wesen dieser Kernverschiebungen mit einiger Zuverlässigkeit festzustellen. Daß zu den drei weiblichen Vorkernen des Dreifacheies zwei Spermaelemente getreten waren, und daß die hiernach vorhandenen doppelten Zentrenpaare gelegentlich der Mitose in den beiden weit getrennten „Furchungskernen" zur

Aktion gelangten, ging aus der Zwillingsentwickelung des Gebildes natürlich klar hervor. Ob aber die Trennung der Centrosome schon zu der Zeit bestand, als der Riese gefunden wurde, vielleicht also eine primäre war und auf getrennter Befruchtung des oberen und unteren Keimbezirkes beruhte, ist keineswegs gewiß. Denn offenbar könnte jener kleine Pronucleus, der am dritten Beobachtungstage aus dem oberen Revier in das untere hinüberwanderte, recht wohl ein Spermakern samt Sphären gewesen sein. Oder war der reiselustige Kern kein männlicher Freier, dem eine sehnsüchtige Braut bis an die Pforte ihres Hauses entgegenkam, sondern gerade umgekehrt weiblichen Geschlechts, und wollte er sich einem vereinsamten Spermakerne jenseits des Engpasses beigesellen? Oder war der Überläufer zwar weiblich, brachte aber ein Zentrenpaar mit? Auf alle diese Fragen, in denen doch der ganze Sinn des Geschehnisses verborgen liegt, blieb der lebendige Riese die Antwort schuldig. Und was nach seinem gewaltsamen Tode aus den Chromatinverhältnissen der Keimbahnen und Richtungskörper geschlossen werden konnte, war auch nicht viel. Es zeigte sich nur, daß der Riese seine Chromosome auffallend ungleich an die Zwillingsbrüder verteilt hatte, denn eine der Keimbahnen — die einzige, die eine Zählung erlaubte — enthielt nur drei; während doch der Gesamtbestand nicht weniger als zehn betragen haben mußte. Und ferner wurde durch die Beschaffenheit und Lage der zweiten Richtungskörper, von denen einer durch seine enorme Größe seine Doppelnatur verriet (Taf. V, Fig. 62, 63), wahrscheinlich gemacht, daß früher einmal alle weiblichen Pronuclei in der oberen Plasmamasse beisammen gewesen waren. Die Scheidung des Kernmaterials in zwei gesonderte, oberhalb und unterhalb des Engpasses liegende Gruppen, wie ich sie bei der Entdeckung des Riesen vorfand, war also wohl keine wirklich primäre. Und so mochte denn schon beim ersten Auseinandergehen ein numerisches Mißverhältnis der Chromosomengruppen entstanden sein. Oder trug erst der Übertritt des wandernden Kernes die Schuld daran? Wir wissen es nicht.

Nach alledem verdient die Vorgeschichte des Dreifachriesen, so reich an interessanten Geschehnissen sie sicher gewesen ist, doch eigentlich keine analytische Berücksichtigung: es lohnt nicht, über die Gründe von Vorgängen nachzudenken, von denen man nur das alleräußerlichste gesehen und begriffen hat. Auf keinen Fall aber scheint mir erlaubt, in der Kernverschiebung des Riesen schon jetzt ein echt regulatorisches, mit außernormalen Mitteln inszeniertes Geschehnis erblicken zu wollen. Daß Wanderungen der Vorkerne auf derartige Distanzen im normalen Entwickelungsprogramm nicht annähernd, Austauschsvorgänge überhaupt nicht bekannt sind, steht offenbar fest. Auch gebe ich gerne zu, daß die ganze kleine Geschichte, dieses geschäftige und scheinbar wichtige Hinundher den Eindruck erwecken mußte, als sollte irgend etwas, das nicht stimmte, regulatorisch in Ordnung gebracht werden. Aber darf man daraus schließen, die Ursachen dieser abnormen Bewegungen seien der normalen Ontogenesis fremd? Wer gewohnt ist, zwecktätige Ursachen in seine Rechnung einzusetzen, als wäre das eine Kleinigkeit, wird vielleicht antworten: ja wohl; denn die Zumutung, in der normalen Entwickelung Mechanismen anzunehmen, die etwas gänzlich Unbekanntes und jedenfalls nicht Sichtbares zu leisten hätten, dennoch aber im stande gewesen wären, bei unserem Dreifachriesen so ausgiebige und vielleicht „zweckmäßige" Folgen zu produzieren, sei doch viel zu gewagt. — Mir scheint im Gegenteil die Annahme selbständiger Regulation die allergewagteste. Sie

tritt in meiner ökonomischen Wertschätzung jetzt derartig in den Hintergrund, daß ich beim Anblick der die Szene wiedergebenden Zeichnungen mich gar nicht mehr des teleologischen Gefühls, das mich bei der Beobachtung noch beschlich, zu erwehren brauche. Was mir der halb durchschaute Vorgang zu verraten scheint, ist nur, daß die Strukturen und Mechanismen des normalen Ascariseies eben noch sehr viel mannigfacher und komplizierter sind, als wir auf Grund unserer derzeitigen Tatsachenkenntnis herausgerechnet haben.

E. Das Ergebnis.

Was folgt nun aus der Analyse des neuerdings herangezogenen Materials für die Frage, von der wir ausgegangen sind: die Lokalisation der den Differenzierungsverlauf bestimmenden Ursachen innerhalb der Furchungszellen? — Wie ich von Anfang an in Aussicht stellen mußte, haben wir nichts entscheidendes in Erfahrung gebracht.

Die Durchdenkung der bei Ascaris vorliegenden Lokalisationsmöglichkeiten machte von vornherein gewiß, daß im Plasmakörper des befruchteten und zur Teilung reifen Eies auf jeden Fall eine „Organisation“ besteht, in der sämtliche zu eigener Formbildung berufenen Zellen und Zellensorten der Entwickelung differenziell vertreten sind. Und diese Organisation muß auf dem Wege erbungleicher Plasmateilung stufenweise zerspalten werden. Zweifelhaft aber blieb zunächst, ob die plasmatische Organisation die Trägerin sämtlicher determinierenden Ursachen ist, und zwar die alleinige, oder nur ein unentbehrliches Orientierungsmittel für die erbungleiche Zerlegung einer im Kern enthaltenen Mannigfaltigkeit, die ihrerseits den Ablauf der Differenzierung bestimmt.

Aus Gründen der Einfachheit durfte man geneigt sein, das erstere anzunehmen. Die Gesamtkomplikation des Eies erscheint geringer, und der Modus der Ursachenzerlegung begreiflicher, wenn das Plasma alle Determinationsgründe enthält, als im andern Falle. Allein die Analyse der Zwillingsbildungen machte uns mit Tatsachen bekannt, durch die das ökonomische Wertverhältnis der beiden Hypothesen stark verschoben, ja geradezu umgedreht wurde.

Es zeigte sich, daß die Organisation des Plasmakörpers — sei sie nun der kausale Untergrund der gesamten Differenzierung oder nur ein System von Richtungspunkten für den Bedarf der erbungleichen Zerlegung der Kerne — jedenfalls nicht von Anfang an vorhanden ist, sondern erst nach der Befruchtung ins Leben tritt. Und da bei doppelter Befruchtung doppelte Organisation entsteht, so ist nicht zweifelhaft, daß der aus Kernmaterial und Zentren formierte „Furchungskern“ hierbei eine fundamentalere Rolle spielt, als etwa — woran man denken könnte — die eines zeitlich auslösenden Reizes. Vielmehr steht die Bildung der Organisation auch räumlich und konfiguratorisch in voller Abhängigkeit vom Furchungskerne. Demnach wird wohl im Furchungskerne selber, vielleicht in seinem Chromatin, schon eine hochkomplizierte Mannigfaltigkeit: eine geordnete kausale Vorbereitung der plasmatischen Organisation enthalten sein. Wenn aber der Kern eine Komplikation besitzt, die derjenigen des ganzen Entwickelungsverlaufes entspricht, so ist offenbar die einfachste Vorstellung die, daß diese nucleare Mannigfaltigkeit vermöge erbungleicher Zerlegung die Leitung des Determinationsprozesses unmittelbar übernimmt. Es erschiene als

kaum motivierbarer Umweg, wenn die Gesamtheit der Differenzierungsgründe zunächst vom Furchungskern auf das Eiprotoplasma übertragen würde, um dann in vielen Einzelheiten der Formbildung erst wieder auf die Kerne zurückzuwirken. Auch haben wir ein ökonomisches Interesse daran, uns die vom Furchungskern „hervorzurufende" plasmatische Organisation so einfach vorzustellen, als möglich ist, besonders in Anbetracht der knappen Zeit, die zur Durchführung dieser Metamorphose zu Gebote steht.

Vielleicht gestaltet sich die Rollenverteilung zwischen Kern und Plasma etwa wie folgt: das Eiprotoplasma ist bis zur Befruchtung entweder völlig isotrop, oder es besitzt — und das ist ziemlich wahrscheinlich — bereits die nach mehreren Richtungen des Raumes „geschichtete" Struktur, die später als Lineal der Spindelstellung und Grundlage cytotaktischer Mechanismen vielfache Verwendung findet, im Ei aber bereits den Richtungskörpern und Pronucleis gewisse Lagen und Bewegungsbahnen vorschreiben könnte. Die Ursachen des typischen Differenzierungsverlaufes aber liegen geordnet im Kern. Nachdem durch die Befruchtung weibliches und männliches Kernmaterial sowie Zentren im „Furchungskern" vereinigt worden sind, beginnt zu irgend einer Zeit — vielleicht kurz vor der Mitose — die nucleare Mannigfaltigkeit differenzierend auf den Zellleib einzuwirken und erzeugt in ihm die „Organisation" — eine Art von stereometrischem Grundriß der Ontogenese mit Rubriken und Unterrubriken für alle selbständig formbildenden Blastomere. Wie nun ein Baumeister den einmal von ihm abgesteckten Bauplan benutzt, um sich künftig selber darin zu orientieren, so führt die Kernsubstanz mit Hilfe des selbstgeschaffenen Systems plasmatischer Richtungspunkte ihre erbungleiche Spaltung schrittweis durch und determiniert, indem sie die Rubriken des Bauplanes mit ihrem eigentlichen Inhalte erfüllt, den Ablauf der Differenzierung. — Ein Teil der im Furchungskern enthaltenen Mannigfaltigkeit müßte wohl unzerlegt in der Keimbahn weitergegeben werden und auf die Genitalzellen übergehen.

Ich meine also, daß bei Ascaris die größere Wahrscheinlichkeit zugunsten einer Lokalisation der Differenzierungsgründe in den Kernen spricht. Aber der ökonomische Vorrang dieser Hypothese vor der anderen ist doch wohl nicht groß genug, als daß sie schon jetzt als „Lehre" statuiert zu werden verdiente. Weitere Untersuchungen müssen hier entscheiden.

Wertvoller ist zur Zeit, weil ungleich schärfer präzisiert, das nebenher gewonnene Material zur abschließenden Beurteilung der Regulationsfrage. In der Vorgeschichte der Zwillingsbildungen geschieht mancherlei, was im normal-deskriptiven Programm keine Stätte findet, dennoch aber im Sinne typischer Formbildung wirksam ist. Daß es sich um mechanistisch begreifbare Regulationsvorgänge auf Grund ad hoc geschaffener Apparate handeln könnte, war nach der Natur der Objekte, aus denen so gut wie nie ein fortpflanzungsfähiger Organismus hervorgeht, ausgeschlossen. Also drohte die ökonomische Gefahr einer Zurückführung dieser Geschehnisse auf zwecktätige Gründe. Es hat sich jedoch gezeigt, daß wir in keinem Falle genötigt sind, zuzugeben, daß die Ursache eines solchen Vorganges nicht auch in der normalen Ontogenesis vorhanden und — wenn auch in unsichtbarer Weise — tätig sei. Somit gilt jetzt für die gesamte Formbildung von Ascaris, was wir früher für den Bereich der cellulären Entwickelung feststellen konnten: bei Ascaris findet sich — soweit unsere Kenntnisse reichen — keine Spur von echter, d. h. mit außernormalen Mitteln durchgeführter Regulation.

ALLGEMEINER TEIL.

Zeitmangel verhindert mich, die Summe der an Ascaris gewonnenen Ergebnisse ausführlich und Punkt für Punkt, wie ich anfangs plante, dem vorhandenen Besitzstande entwickelungsmechanischer Kenntnis ein- und anzugliedern. Im folgenden kennzeichne ich nur ganz kurz die Tragweite des Hauptresultates. Hieran knüpfe ich den Versuch, von einem zwar naheliegenden, in der eigentlichen Entwickelungsmechanik jedoch bisher nur wenig angewandten Gesichtspunkte aus ein gleichmäßiges Verständnis der ontogenetischen Geschehensarten vorzubereiten.

Die Lokalisation der Differenzierungsgründe.

1.

Man weiß, wie die kausale Auffassung der tierischen Ontogenese sich mit der Zeit gestaltet hat. Nachdem die ersten Errungenschaften der Entwickelungsmechanik ihren Begründer Roux zur Lehre von der „Selbstdifferenzierung" der Furchungszellen, zur „Mosaiktheorie" geführt hatten, erklärten bald darauf andere Forscher (Driesch, O. Hertwig), die Blastomere seien „aequipotential" und ihre Differenzierung geschehe in formativer Abhängigkeit voneinander oder vom Ganzen. Allmählich wurde dann die Wahrheit erkannt, daß in der Tierreihe beide Arten des Kausalverlaufs nebeneinander bestehen und durch Zwischenglieder verbunden sind. Aber während man eine Zeitlang die mosaikartige Entwickelung als Ausnahme und die aequipotentiale als die Regel anzusehen geneigt war, gewinnt neuerdings — besonders durch E. B. Wilsons und Conklins neue Arbeiten, und seit Boveri das deskriptive Mosaik des Echinidenkeimes enthüllte, — die Lehre von der totalen oder doch vorwiegenden Selbstdifferenzierung mächtig an Boden. Es scheint, daß rein abhängige Differenzierung höchstens in seltenen Fällen zu finden ist.

Unter den Formen nun, in deren Ontogenese Selbstdifferenzierung eine mehr oder minder ausgedehnte Rolle spielt, nimmt fortan Ascaris eine hervorragende Stelle ein. Erstens aus einem technischen Grunde: die lapidare Einfachheit des Nematodenbaues erlaubt schon jetzt, den größten Teil des gesamten Differenzierungsplanes auf das Vorhandensein formativer Reizwirkungen und sonstiger Abhängigkeiten hin zu analysieren; woran bei der Mehrzahl der in Betracht kommenden Objekte — Mollusken, Anneliden, Ascidien etc. — natürlich noch lange nicht zu denken ist. Und zweitens beruht die besondere Eignung der Ascarisontogenese zum Paradigma darin, daß hier die musivische Natur der Differenzierung auf die erreichbar höchste Spitze getrieben ist. Bereits die allererste Furche des Ascariseies scheidet völlig ungleichwertige Blastomere; formative Wechselwirkung kommt überhaupt nicht vor; und die Verwendung von zeit- oder richtungsbestimmenden Reizen, von

Massenkorrelationen und Vorbedingungen fanden wir — was durch den Begriff der reinen Selbstdifferenzierung gar nicht erfordert wird — auf ihr Mindestmaß eingeschränkt.

2.

Auch in der Frage nach der Lokalisation der determinierenden Ursachen im Inneren des Eies stellt sich Ascaris mit besonderer Entschiedenheit auf die Seite einer neuerdings zur Anerkennung gelangenden Lehre. Die früher verbreitete und wirklich naheliegende Vorstellung, daß der Kern, wie er offenbar bei der Vererbung der Arteigenschaften die Hauptrolle spielt, so auch innerhalb der Ontogenesis die Differenzierung selbständig leite, und daß dementsprechend das Eiprotoplasma ganz oder nahezu isotrop sei, ist jetzt für eine Reihe von Formen experimentell widerlegt (Roux, Fischel, Lillie, E. B. Wilson, Zeleny u. A.); bei vielen anderen Arten darf ein kausaler Einfluß des Plasmakörpers auf die Differenzierung aus seinerdeskriptiv erkennbaren Komplikation wenigstens erschlossen werden (Driesch, Conklin u. A.). — Ascaris beweist durch ein anderes Indizium die hochgradige Anisotropie ihres Eiprotoplasma und deren Bedeutung für den Differenzierungsprozeß: die schwankende Haltung der Kerne macht unter allen Umständen eine plasmatische Organisation erforderlich, die an Mannigfaltigkeit der des genealogischen Differenzierungsplanes mindestens entspricht. Und das ist mehr, als für irgend eine andere Tierform bisher behauptet werden konnte.

Freilich erblicken wir in dieser bestimmt vorhandenen, durch erbungleiche Plasmateilung auf die Furchungszellen übergehenden Eistruktur von Ascaris nicht ohne weiteres — wie das für analoge Objekte von seiten der Autoren zumeist geschieht, — die einzige Ursache der ontogenetischen Selbstdifferenzierung. Vielmehr fand die a priori noch zulässige Hypothese, daß die plasmatische Organisation des Ascariseies nur in einem System von Richtungspunkten für die planmäßig erbungleiche Verteilung einer im Kern enthaltenen determinierenden Mannigfaltigkeit bestehe, eine gar wesentliche Stütze in der auffallend späten Bildung der Plasmaorganisation und ihrer konfiguratorischen Abhängigkeit vom reifen Furchungskerne. — Ob unser Gedankengang sich auch auf andere Tierformen — wenigstens teilweise — übertragen läßt? Die Möglichkeit scheint mir nicht ausgeschlossen. Denn unser Hauptargument: die bei Ascaris bis zum Eintritt der Befruchtung verzögerte Organisationsbildung, steht keineswegs völlig isoliert! Nachdem schon früher (Chun, Driesch, Boveri, Conklin) auf deskriptivem Wege festgestellt worden war, daß die sichtbar anisotrope Substanzenverteilung mancher Eier erst in der Reifungsperiode zustande kommt, haben neuerdings E. B. Wilson (1903, 1904) und Yatsu (1904) für Nemertinen und Mollusken den ebenso späten Ursprung einer größtenteils unsichtbaren, determinierenden Plasmaorganisation durch schöne Versuche nachgewiesen. Roux hat gezeigt, daß die typisch-bilaterale Dotteranordnung des Froscheies im Anschluß an die Befruchtung entsteht. Also wirkt der reife Kern wohl auch in anderen Fällen, als bei Ascaris, organisierend auf das Plasma ein (vgl. Rabl 1906). Bedarf er hierzu, wie ich vermuten möchte, einer äquivalenten eigenen Organisation, so steht der Annahme, daß er sich erbungleich spalte und in irgend einem Grade an der Leitung des Differenzierungsprozesses beteilige, nicht mehr viel im Wege.

Die Formbildung im Lichte der Stammesgeschichte.

Das Ei von Ascaris mit seiner hochgradig komplizierten Plasmaorganisation gehört zu denjenigen, bei denen von einer plasmatischen Differenzierung beinahe gar nichts sichtbar ist; und das ist lehrreich. Denn wie die Geschichte der Entwickelungsphysiologie beweist, will es gelernt sein, den Fehlschluß zu vermeiden, daß etwas einfach aussehendes notwendig auch in Wirklichkeit einfach sei.

Dieses schädliche Vorurteil hat sich von jeher besonders gegen die Blastomere und embryonalen Zellen gerichtet. Weil man nicht viel an ihnen sieht, weil sie oft rund sind wie ein Tropfen und außer dem Kern zumeist nichts von innerer Organisation erkennen lassen, ist die Abneigung einiger Autoren, mehr als hilflose Protoplasmaklümpchen in ihnen zu erblicken, die durch äußere Einflüsse — Druck, Zug, Oberflächenspannung etc. — zu ihrem formbildnerischen Verhalten getrieben werden, unüberwindlich. Aus gleicher Quelle stammt aber auch, wie mir scheint, die Mutlosigkeit — oder soll ich sagen der Mut? — womit andere Forscher autonom-biologische oder gar zwecktätige Faktoren zu Hilfe rufen, sobald einmal am Keim etwas passiert, was sie durch einfache, isotrope Zellfunktionen nicht erklären können.

Hier wirkt Ascaris, wie ich glaube und hoffe, besonders erzieherisch. Es steht vollkommen fest, daß die Ascaris-Furchungszellen zu komplizierten aktiv-formbildnerischen Leistungen — vor allem in cytotaktischer Hinsicht — berufen sind, und daß ihr Plasmaleib zur Durchführung ihres Pensums ein ansehnliches Maß typisch gerichteter Differenzierung enthält, von der das Auge nicht das geringste sieht. Was aber für die Blastomere von Ascaris sicher ist, muß bei den Zellen fremder Geschöpfe mindestens möglich sein. Wir haben allemal das Recht und unter Umständen die ökonomische Pflicht, an scheinbar homogenen Furchungszellen Strukturen und Leistungen vorauszusetzen, die kompliziert sind, wie die von Ascaris. Und manches Rätsel der tierischen Formbildung, das demjenigen, der die beteiligten Zellen hartnäckig für isotrope Gebilde ansieht, wie ein halbes Wunder erscheinen muß, dürfte von dieser Basis aus ohne Zwang seine mechanistische Lösung finden. Z. B. wird der immer wiederkehrende und unter abnormen Umständen zuweilen recht seltsam „regulatorisch" aussehende Vorgang der Epithel- und Blastulabildung durch denjenigen Mechanismus, den wir den epithelbildenden Zellen von Ascaris zugestanden haben, ein für allemal erklärt (zur Strassen 1903).

Freilich aber genügt der von Ascaris geschaffene Komplikationsrekord bei weitem nicht für sämtliche Geschehensmöglichkeiten der cellulären Formbildung. Besonders an solchen Keimen, deren Entwickelung minder ausgeprägt als eine Mosaikarbeit von statten geht, treten Ereignisse ein, denen gegenüber die für Ascaris erdachten Zellmechanismen plump und machtlos sind. Ein in der Entwickelungsmechanik berühmt gewordenes Schulbeispiel für Vorgänge dieser Art ist die Geschichte des larvalen Echinidendarmes. Das bei der Entstehung einfach sackförmige, aus lauter gleich aussehenden Zellen zusammengesetzte Gebilde gliedert sich durch Einschnürung in drei nach Form und Umfang typisch verschiedene Portionen. Geschähe das nur am normalen Keim, so läge darin nicht notwendig etwas wunderbares: es wäre die Annahme zum mindesten erlaubt, daß die scheinbar gleich-

artigen Urdarmzellen in Wahrheit gruppenweise verschieden wären und die typisch gegliederte Endkonfiguration auf grund spezialisierter, angeborener Mechanismen der Selbstordnung und Selbstgestaltung zustande brächten. Allein der Vorgang verläuft nach Drieschs interessanter Entdeckung in durchaus proportionaler Weise auch dann, wenn aus irgendwelchen experimentell herbeigeführten Gründen die Zahl der Urdarmelemente stark abnorm, z. B. auf die Hälfte verringert ist! Die Zellen des sackförmigen Urdarmes sind also wirklich, nicht nur scheinbar gleich. Wie ektodermale Blastomere von Ascaris sich ohne Rücksicht auf die Anzahl der Teilnehmer zum einschichtigen Epithel zusammenfügen, so produziert eine große oder kleine Gesellschaft von Urdarmzellen des Echinidenkeimes allemal dasselbe, typisch geformte Gebild; aber nicht eine simple Schicht oder Kugel, sondern die komplizierte, eigentümlich gegliederte Form des Larvendarmes. Wir geben ohne weiteres zu, daß Ascariszellen trotz ihrer erheblichen Komplikation und individuellen Leistungsfähigkeit so etwas nie und nimmer fertig bringen würden. Um so mehr begreifen wir, wenn Driesch, der nie geneigt war, den Blastomeren komplizierte Einzelfunktionen zuzutrauen, an der mechanistischen Erklärbarkeit jenes Vorganges total verzweifelt und ihn als Hauptbeweis für autonom-biologisches Geschehen in Anspruch nimmt.

Nun ist zu vermuten, daß Driesch und andere Vitalisten die weite Kluft, die zwischen den Leistungen der Ascarisblastomere auf der einen Seite und einem staunenswerten Geschehnisse, wie die in allen Sätteln gerechte Selbstgliederung des Echinidendarmes auf der andern, fraglos immer noch besteht, für prinzipiell und unüberbrückbar halten und die mechanistische Erklärbarkeit vieler Entwickelungsphänomene nach wie vor bestreiten werden. Unter solchen Umständen wäre der Wissenschaft bereits gedient, wenn die Wahrscheinlichkeit oder wenigstens die Möglichkeit sich zeigen ließe, daß die funktionelle Komplikation der Blastomere über das bei Ascaris erreichte Maß noch wesentlich hinausgehen könne, und zwar in einer Richtung, die uns dem mechanistischen Verständnis jener rätselhaften Geschehnisse näher brächte. Ich glaube, daß eine solche Argumentation gelingt. Der Weg dazu liegt in der Anwendung des phylogenetischen Gesichtspunktes auf die Kausalität der Entwickelung.

Daß eine derartige Betrachtungsweise entwickelungsmechanischer Probleme an sich berechtigt sei, erscheint den meisten Zoologen selbstverständlich. Es gibt jedoch Entwickelungsmechaniker von Ruf, die stammesgeschichtliche und selektionstheoretische Auseinandersetzungen für ungefähr das schlimmste halten, was ein moderner Biologe verbrechen kann. Noch kürzlich klagte Driesch, daß man „immer wieder Forscher, die man schon ganz zu den unsrigen zählte, Rückfälle in Darwinismus und Stammbaumzoologie erleben sähe“! Das ist freilich schlimm. Es kommt davon, wenn man aus Neigung und Beruf in zu persönliche Bekanntschaft mit der eigentlichen Zoologie: der Systematik und Lebensgeschichte, vergleichenden Anatomie und Paläontologie der Tiere gerät: da bleibt einem so etwas hängen. Doch Scherz beiseite. Ich halte die Selektionstheorie — und weiß mich darin mit der großen Mehrzahl meiner Leser eins — für unerschüttert; ihr ökonomischer Wert als mechanistische Erklärung des Zweckmäßigen ist fast unschätzbar. Und über die stammesgeschichtliche Verwandtschaft von Formen lassen sich Hypothesen bilden, deren Wahrscheinlichkeit hie und da an Gewißheit grenzt — als ob das in den „exakten“ Wissenschaften so prinzipiell anders wäre! Die Hauptsache ist, daß bei der hypothetischen Be-

arbeitung eines Tatsachengebietes etwas herauskommt. Sehen wir also zu, wieviel etwa an ökonomischer Erklärbarkeit der Entwickelungsvorgänge durch die verpönte „Stammbaumzoologie“ zu gewinnen ist.

a. Stammesgeschichte der cellulären Einzelformbildung.

1.

Schon früher deutete ich (p. 262) darauf hin, daß eine Ascariszelle sich in der Formbildung nicht wesentlich anders als ein selbständiges, freilebendes Protozoon der höheren Gruppen verhält. Beide verschaffen sich aus inneren Gründen ihre Eigengestalt, bestimmen autonom den Zeitpunkt, die Richtung, eventuell die Inaequalität ihrer Teilung; sie sind mit Mechanismen der Selbstbewegung ausgerüstet, zu deren planmäßigem Gebrauche auslösende und richtende Reize von der Nachbarschaft her erforderlich sind. Diese Vergleichbarkeit von Blastomeren und Protozoen ist nun, wie ich glaube, keine zufällige und bedeutungslose, sondern beruht auf dem tieferen Grunde der Stammesverwandtschaft, auf wirklicher Homologie. Vielzellige Tiere sind durch Aggregation und polymorphe Differenzierung aus einzelligen hervorgegangen, wie der Bienenstaat — ein naheliegender und öfter gezogener Vergleich — aus einsam lebenden Jmmen. Und wie noch heute die körperlichen und instinktiven Eigenschaften bei Honigbienen und ihren solitären Verwandten vielfach identisch sind, mindestens aber, soweit sie differieren, den Stempel gemeinsamen Ursprunges an sich tragen (v. Buttel-Reepen 1903), so müssen auch Metazoenzellen und Protozoen in struktureller und funktioneller Hinsicht vergleichbar sein.

Eine hierauf gerichtete Betrachtung hat offenbar von derjenigen, weit in der Phylogenesis zurückliegenden Stelle auszugehen, wo die Verwandtschaft der beiderlei Gebilde am engsten, ihr Unterschied darum am kleinsten war: dem Übergange vom Reich der Protozoen zur niedrigsten Metazoenstufe. Wir müssen vor allem erfahren, wieviel von derjenigen cellulären Komplikation, deren die ersten Metazoen zu ihrer Formbildung bedurften, ihnen als Erbteil von ihren einzelligen Ahnen fix und fertig zugefallen war.

Die herrschende Lehre erblickt die Urform aller höheren Vielzelligen in der kugelig-einschichtigen „Blastaea“ und leitet diese wieder von kugelförmigen Flagellatenkolonien ab. Zwischen beiden hatte sich bei aller Ähnlichkeit der Endzustände ein wichtiger genetischer Unterschied herausgebildet. Während die Zellen der Flagellatenkolonie auf jeder Stufe ihrer fortschreitenden Vermehrung gleich und immer echte Flagellaten waren, schied sich der ontogenetische Stammbaum der Blastaea mehr und mehr in definitive, die eigentlichen Lebensfunktionen versehende „Gewebezellen“ und in die nur dem typischen Aufbau dienenden „Blastomere“. Und dieser divergenten Bestimmung entsprechend wurde die Summe formativer Eigenschaften, die jede Flagellatenzelle in sich vereinigt hatte, anderweit verteilt. Nur die erwerbstätigen „Gewebezellen“ erhielten noch eine komplizierte, zunächst wohl ziemlich flagellatenähnliche Spezialgestalt mit Cilien, Mund und Vakuole. Für Blastomere war alles dies unnütz und wurde mit der Zeit so gründlich abgeschafft, daß ihre sichtbare gestaltliche Differenzierung zur Stufe der Isotropie, wie bei den ruhenden Amöben, heruntersank. Dahingegen waren die Blastomere der Notwendigkeit, die Richtung

ihrer Mitosen und ihr räumliches Verhalten zu Nachbarzellen typisch zu regeln, keineswegs enthoben. Auf diesem Gebiet der Formbildung waren sie geradeso verpflichtet und mußten ebenso funktionsfähig sein, als die Gewebezellen und als die Individuen der stammesgeschichtlich vorausgegangenen Flagellatenkolonie. — Wer nun die Entwickelungsmechanik der Blastaeaden zu erforschen hätte und, wie wir im voraus erraten, zu dem Ergebnis käme, daß man den scheinbar isotropen Furchungszellen dieser Tiere auf Grund ihrer Teilungsweise, epithelialen Zusammenfügung, vielleicht auch eines geringen Grades radiärer Selbstgestaltung einachsig-heteropolen Plasmabau und anisotrop-chemotaktische Zonen zugestehen müsse, der hätte mit jener Forderung leichtes Spiel. Einachsig-ungleichpolige Differenzierung des Plasmaleibes, das ist ja für Flagellaten, die unmittelbaren Vorfahren jener Zellen, das allerwenigste, ein niemals unterschrittenes Mindestmaß von Anisotropie. Auch ist gewiß, daß Flagellatenindividuen — damals so gut wie heute — in anisotrop-chemotaktischer Wechselwirkung mit ihresgleichen standen: offenbart doch jedes in spiegelbildlicher Stellung konjugierende Flagellatenpäärchen das Vorhandensein einer gleichsinnig orientierenden Tätigkeit. Bei koloniebildenden Formen weist oft die typische Gesamtordnung, die sich durchaus nicht immer aus der Teilungsrichtung oder der Körpergestalt der Einzeltiere allein erklären läßt, auf aktiv ordnende Mechanismen hin. Und ganz besonders hübsch wird die Verbreitung anisotrop-chemotaktischer Funktionen bei flagellatenähnlichen Lebewesen durch das Verhalten mancher pflanzlichen Schwärmsporen illustriert, die bei der prinzipiellen Übereinstimmung aller Verhältnisse wohl zum Vergleich herangezogen werden dürfen. Nach Sauvageau (1895 p. 162) bilden die Zoosporen der Braunalge *Ectocarpus*, indem sie sich Flanke an Flanke zusammendrängen, und jedes neu herbeigeschwommene Exemplar sich unter polyëdrischer Abplattung innig zwischen die den Rand bildenden hineinschmiegt, einschichtige Scheiben; der Autor vergleicht den Vorgang mit der Entstehung eines tierischen Epithels. Und Hartog, der schon früher (1888) an Zoosporen von *Achlya* und anderen Saprolegniaceen ähnliche Gruppierungen beobachtet und als „Adelphotaxie" bezeichnet hatte, vermutet neuerdings (1895 p. 682) die Ursache der seltsamen Erscheinung in anisotroper, zur Längsachse symmetrischer Attraktion der Individuen. — Wenn also die formbildende Tätigkeit der scheinbar isotropen Blastaea-Furchungszellen die Annahme axial differenzierter Plasmastruktur und chemotaktischer Zonen für sie notwendig macht, so geht diese Forderung über dasjenige Maß von cellulärer Komplikation, das ihre direkten Vorfahren bestimmt besessen hatten und in völlig gleicher Weise verwendeten, nicht hinaus. Dann aber erscheint die Annahme dieser Strukturen und Mechanismen — derselben, die wir den epithelbildenden Zellen von Ascaris nur zögernd zugestanden haben! — hier äußerst ökonomisch: sie sind offenbar, als die Verwandlung der Flagellatenindividuen in kugelförmige Blastomere vor sich ging, als dauernd notwendig erhalten geblieben. Für die „Gewebezellen" der Blastaeaden ist ein derartig lückenloser Zusammenhang der formativen, hier auch die komplizierte Selbstgestaltung umfassenden Mechanismen mit denen der Flagellatenahnen ohnehin selbstverständlich.

2.

Um nun den stammesgeschichtlichen Vergleich in extenso durchzuführen, sollte zunächst von den Gastraeaden, bei denen die histologische Spezialgestaltung der Zellen auf

ein noch späteres Stadium hinausgeschoben ist, und die Form der Blastaea nur noch als embryonale „Blastula“ erscheint, die Rede sein; und weiter von Stufe zu Stufe. Aus Gründen der Kürze aber überspringen wir viele Zwischenglieder und wenden unseren Gesichtspunkt sogleich auf ein in formbildnerischer Hinsicht gut bekanntes Metazoon mittlerer Komplikationshöhe an: fragen wir, wie das phylogenetische Verhältnis zwischen den formbildenden Leistungen der Ascariszellen und denen ihrer freilebenden Ahnen sich präzisieren läßt.

An den Zellen der funktionierenden Gewebe von Ascaris findet sich kaum noch eine Spur der alten Flagellatengestalt mit ihren äußeren und inneren Differenzierungen. In manchen Organen ist der Komplikationsgrad der cellulären Selbstgestaltung gegen früher herabgesunken, so bei den Zellen des Darmepithels; in anderen aber bedeutend erhöht: Muskel-, Nerven- und Bindegewebszellen bedürfen zur Herstellung ihrer komplizierten Spezialgestalt und inneren Struktur eines relativ gewaltigen, für Flagellaten ganz unerhörten Maßes angeborener Mannigfaltigkeit. — Ebenso leisten auch die Blastomere von Ascaris, obwohl sie dem Auge nicht minder primitiv erscheinen, als vermutlich die der Blastaea, doch in formbildnerischer Hinsicht erheblich mehr. Zwar spielt die einschichtig-epitheliale Zusammenfügung auf Grund einachsig-ungleichpoliger Attraktionszonen, die dort die Gipfelleistung der Blastomere war, auch bei Ascaris noch eine wichtige Rolle; und in der Teilungsweise gehen manche, in der Selbstgestaltung fast alle ihre Furchungszellen über den Komplikationsgrad der Blastaea nicht hinaus. Andrerseits aber zwangen uns die zahlreichen Fälle genau spezialisierter Spindelstellung, vor allem die Vorgänge der typischen Selbstordnung, den betreffenden Ascarisblastomeren höhere Grade der Anisotropie: disymmetrische, bilaterale und sogar asymmetrische Strukturen zuzuschreiben.

Ist diese Komplikationsdifferenz zwischen den formbildenden Mechanismen der Ascariszellen und ihrer Flagellaten-Ahnen verwunderlich oder gar unvereinbar mit dem Gedanken eines stammesgeschichtlichen Zusammenhanges? Gewiß nicht! Der Übergang vom Einzelleben zur Staatenbildung, der für die Gemeinschaft ersprießlich ist, stellt in der Regel auch für das Individuum keinen Rückschritt, sondern Fortschritt dar. Wohl hat die Arbeitsbiene von der umfassenden Organisation der solitären Immen manches eingebüßt, aber das, was sie an Feinheit der Instinkte neu hinzuerworben hat, erhebt sie doch als Einzelwesen auf eine höhere Stufe. So ist auch a priori glaubhaft, daß Metazoenzellen, wenngleich sie in lokomotorischer und nutritorischer Hinsicht unbeholfen und unselbständig geworden sind, in dem speziellen Ressort der Formbildung an neue und schwierigere Aufgaben angepaßt werden, d. h. zu feinerer Organisation gelangen konnten, als ihre einzelligen Ahnen. Nur würde natürlich vorausgesetzt, daß eine Steigerung der protoplasmatischen Komplikation, und zwar bis zu derjenigen Höhe, die wir den Ascariszellen zugeschrieben haben, nach der physischen Natur der Gebilde überhaupt möglich war. Daran aber ist nicht zu zweifeln. Einachsig-ungleichpolige Symmetrie, die nach unserer vorsichtigen Hypothese den Ausgangspunkt der phylogenetischen Reihe bilden soll, bedeutet doch, wie gesagt, unter Flagellaten nur ein Mindestmaß. Die Form der meisten jetzt lebenden Arten ist anisotrop in höherem Sinne: bilateral oder asymmetrisch, und wird natürlich von jedem Individuum mit Hilfe ebenso stark anisotroper innerer Strukturen ontogenetisch hergestellt. Wenn aber das dem

Einzelleben treu gebliebene Geschlecht der Flagellaten befähigt war, durch Anpassung an neue Existenzbedingungen die höheren Grade der inneren Anisotropie hervorzubringen, so mußte wohl die gleiche Komplikationsstufe den aus derselben Wurzel entsprossenen, jedoch zum Kommunismus übergegangenen Stammesverwandten, den Metazoenzellen, erreichbar sein: kein Wunder, daß Blastomere von Ascaris mit disymmetrischer oder asymmetrischer Plasmadifferenzierung ausgerüstet sind. — Nur die enorme Höhe der inneren Komplikation, die bei der Selbstgestaltung mancher Gewebezellen von Ascaris sich offenbart, überschreitet den Rahmen dessen, was wir an Flagellaten kennen. Aber auch darin liegt keine prinzipielle Schwierigkeit. An einer noch tieferen Stelle des Gesamt-Stammbaumes hängt auch die genealogische Reihe der Infusorien mit der der Flagellaten, d. h. der Metazoen zusammen. Und was dieser ältere, solitär gebliebene Seitenzweig nach Maßgabe seiner physischen Natur an Komplikation hervorzubringen vermochte, bedeutet auch innerhalb der Hauptlinie keine Unmöglichkeit. Es ist aber gewiß, daß kaum irgend eine Metazoenzelle, jedenfalls keine von Ascaris in ihrer Selbstgestaltung die hohe Stufe eines *Stentor* oder einer *Vorticella* erreicht oder gar überschreitet.

So dient uns denn die Anwendung des phylogenetischen Gesichtspunktes auf die Entwickelungsmechanik von Ascaris zur ökonomischen Beruhigung. Wir finden jetzt, daß dasjenige Maß von innerer Komplikation, das wir den Ascariszellen auf Grund ihrer Selbstgestaltung, Selbstordnung, Teilungsrichtung etc. zugestehen mußten, und das uns anfangs so gefährlich groß erschien, in Wirklichkeit gar nichts besonderes ist. Freilebende Protozoen von heutzutage, die Blutsverwandten unserer Zellen, besitzen ganz bestimmt das gleiche Maß und mehr, und schon die flagellatenähnlichen Vorfahren des Metazoenstammes müssen einen ansehnlichen Teil davon enthalten haben. Wenn aber die Vorstellung, daß der Komplikationsgrad der einzelligen Ahnen, soweit er dauernd nützlich war, auf die Zellen der Blastaea übergegangen sei, als selbstverständlich bezeichnet werden darf, so ist die andere: daß im Bedarfsfalle die Zellen der höheren Metazoen sich weiterhin bis zu derjenigen Stufe vervollkommnet haben, deren Erreichbarkeit durch genealogische Seitenzweige, die lebenden Flagellaten und Infusorien, ad oculos demonstriert wird, zum mindesten sehr wahrscheinlich.

3.

Allein diese nachträgliche Empfehlung von Hypothesen, für die wir uns nach bestem Wissen und Gewissen ohnehin entscheiden mußten, war keineswegs unser Ziel. Wir hofften vielmehr, an der Hand der stammesgeschichtlichen Betrachtung einen Weg zu finden, der von der relativ einfachen, mechanistisch deutbaren Ascarisontogenese zu rätselhaften Geschehnissen, wie etwa die Selbstgliederung des Echinidendarmes, hinüberführen sollte. Nur dieser Hoffnung zuliebe wurde die aufsteigende Reihe der Zellkomplikation bis an die Grenze des bekannten Gebietes stammesgeschichtlich legitimiert; sehen wir jetzt zu, ob und wie weit die Reihe sich in das unbekannte hinein verlängern läßt.

Zunächst: worin besteht, auf welche Einzelfächer der cellulären Formbildung erstreckt sich das problematische jener Vorgänge. Richten wir unsere Aufmerksamkeit speziell auf den klassischen Fall des Echinidendarmes, so charakterisiert sich das Geschehnis im ganzen

als Faltung eines vielzelligen Epithels, — eine Methode der Formbildung, die bei Ascaris wenig oder gar nicht vertreten, bei fremden Geschöpfen aber bekanntlich von allergrößter Bedeutung ist. In einer früheren Zeit hielt man diese Art des Entwickelungsgeschehens allgemein für passiv, für die mechanische Folge seitlich ansetzender Druckvorgänge. Es ist jedoch gewiß, daß Faltungen in der Regel durch aktive Selbstgestaltung und Selbstordnung der beteiligten Zellen hervorgebracht werden (zur Strassen 1898a p. 155). Und sicherlich gilt dies auch für die von äußeren Umständen so unabhängige Gliederung des jungen Echinidendarmes. Während alle die Zellen, die das Gewölbe des sackförmigen Urdarmes zusammensetzen, nach außen verdickt, nach innen verschmälert sind, tritt zu gegebener Zeit in ringförmigen, bestimmt gelagerten Bezirken eine neue Zellform auf: das dickere Ende wird einwärts verlegt. Hierdurch verwandelt sich an der betreffenden Stelle die konvexe Wölbung des Epithels in eine konkave. Verschärft sich die umgekehrt-keilförmige Deformation der Blastomere, und treten vielleicht noch Änderungen ihres cytotaktischen Verhaltens hinzu, so wird eine mehr oder minder tiefe und scharf markierte „Einschnürung" zustande kommen. — Nun ist offenbar der Komplikationsgrad der hierbei in Szene gehenden formbildnerischen Einzelleistungen an sich durchaus kein besonders hoher: mehr als ungleichpolig-axiale oder etwa disymmetrische Anisotropie der Zellen würde zu diesen Vorgängen keilförmiger Selbstgestaltung und einfacher Selbstordnung nicht gebraucht. Aber das neue und den Verhältnissen der Ascarisentwickelung gegenüber enorm komplizierte besteht darin, daß nicht, wie es dort geschieht, einzelne, genealogisch genau bestimmte Zellen durch erbungleiche Teilung in den Besitz der entscheidenden Strukturen und Mechanismen gelangen, sondern auf einer gewissen Altersstufe des Urdarmepithels jede Zelle befähigt ist, durch differenzielle Selbstgestaltung und Selbstordnung an den Faltungsprozessen teilzunehmen, dafern die Zelle in dem betreffenden ringförmigen Bezirke liegt. Die Situation an einer besonderen, dem Ganzen gegenüber geometrisch charakterisierten Stelle des Urdarmes wirkt also in diesem Falle als Differenzierungsgrund! — Unsere Aufgabe aber wäre, zu prüfen, ob es möglich ist, die seltsame Befähigung der Blastomere als Resultat einer kontinuierlichen Fortentwickelung ererbter Protozoeneigenschaften anzusehen, oder ob hier wirklich, wie Driesch es will, etwas prinzipiell neues und mechanistisch nicht erklärbares uns entgegentritt.

Man erkennt zunächst, daß der reaktive Bestandteil des Geschehens, also die Fähigkeit gewisser Metazoenzellen, sich je nach den Umständen in zwei oder mehr verschiedenen Arten des Verhaltens zu produzieren, durchaus keine Errungenschaft ist, die etwa den Protozoen fehlte. Im Gegenteil: wenn wir die Ascariszellen mit Protozoen verglichen, blieb gerade in diesem Punkte ein Minus auf seiten des Metazoons. Bei Ascaris ist die Betätigung der Zelle stereotyp; einzellige Tiere aber sind niemals nur auf eine einzige Melodie, wie eine Spieldose, eingerichtet, sondern halten für eine Anzahl besonderer Reize ebenso viele zweckmäßige Reaktionsweisen bereit. Vermochte doch Jennings (1904 p. 227) selbst bei Amöben nicht weniger als dreierlei grundverschiedene Antwortsbewegungen festzustellen. Dann aber brauchen wir gar nicht zu fragen, ob etwa die mehrfache Reaktionsfähigkeit der Echinidenzellen direkt auf diejenige der Flagellaten zurückgeht, oder aber, nachdem sie inzwischen verloren war, neuerdings wieder eingeführt wurde. Sondern die

Annahme, das Plasma dieser Zellen sei im Interesse der Gesamtformbildung so eingerichtet worden, daß es auf einige bestimmte Reize mit adäquaten Formveränderungen oder ungleicher chemotaktischer Tätigkeit reagieren müsse, ist unter allen Umständen durchaus erlaubt.

4.

Um so ratloser stehen wir dem anderen Bestandteile des Vorganges gegenüber: der Qualität der zur Verwendung kommenden Reize und ihrer Rezeption durch die Zelle. Wie soll es möglich sein, daß ein Abstraktum, wie das geometrische Verhältnis zwischen dem Orte einer bestimmten Urdarmzelle und der Form und Größe des ganzen Organes, die nach Bruchteilen bemessene Proportion ihrer Abstände von Anfang und Ende als typisch auslösender Reiz auf eine — Furchungszelle wirkt! Wenn eine Schar von Menschen, gleichviel ob es zwanzig oder hundert sind, sich in der Form einer besonderen Figur, z. B. eines Quadrates gruppiert, so bestimmen Reize von ungeheurer Komplikation das Verhalten des Einzelnen. Jeder Teilnehmer ruft sich auf die gehörte und begriffene Verabredung hin das Bild des Quadrates, das er im Gedächtnis bewahrte, als eine lebendige Vorstellung ins Bewußtsein. Er hat Augen, um das Ganze zu überblicken, mit dem vorgestellten Bilde zu vergleichen und sich selber darin zu orientieren, Intelligenz und Sprache, um sich mit den anderen über seine Rolle zu verständigen. — Aber Zellen?

Wir überwinden jedoch mutig eine kleine Anwandlung resignationsbereiter Schwäche und machen uns vor allen Dingen klar, daß die Fähigkeit, homogene Gesellschaften von beliebiger Teilnehmerzahl nach einer bestimmten Proportion heterogen zu gruppieren, durchaus kein Vorrecht des menschlichen Geistes ist. Viele Vögel ordnen sich beim Wanderflug zu einer charakteristischen Figur, z. B. einem V, das die Spitze nach vorne wendet. Hier wird das Einzeltier wohl kaum durch die bewußte Vorstellung der zu bildenden Figur und intelligente Beurteilung des eigenen Ortes geleitet; sondern der Vogel handelt instinktiv, er reagiert mit unbewußt-zweckmäßiger Bewegung auf äußere, vor allem durch den Gesichtssinn vermittelte, und innere, aus angeborenen Zuständen des Nervensystems sich ergebende Reize. Aber wir finden die gleiche Fähigkeit der proportionalen Selbstgruppierung bei noch weit niedrigeren Geschöpfen, z. B. im Bienenstaat, über dessen „psychologische" Grundlagen und Triebfedern wir — besonders durch v. Buttel-Reepens schöne Schriften — viel eingehender, als über die der Vögel, unterrichtet sind. Die Masse der Arbeitsbienen verteilt sich (wenn auch in diesem Falle nicht räumlich, sondern nur individuell) auf die verschiedenen Funktionen: das Pflegen, Futterholen, Wasserholen etc., und das numerische Verhältnis dieser einzelnen Gruppen bleibt überall, ohne Rücksicht auf die Stärke eines Volkes, ungefähr konstant. Wie geht das zu? Natürlich kennen die Bienen das vorgeschriebene Zahlenverhältnis nicht, haben auch nicht die Absicht, es herzustellen, sondern verfahren bei der Entscheidung, ob sie sich dieser oder jener Tätigkeit widmen sollen, ebenso instinktiv, wie die Zugvögel bei der Wahl ihrer Position im Schwarme. Aber die Reize, von denen die Bienen geleitet werden, sind einfacherer Art als dort. Es ist ganz unmöglich, daß die Biene — im Dunkel des Bienenstockes! — etwa durchs Auge darüber informiert würde, wieviel Genossinnen in jedem Ressort zurzeit be-

schäftigt sind. Sondern Gerüche und Töne, wie sie nach wundervoll fein berechneten Plänen den ganzen Bienenstaat in seinem Verhalten zur Brut, zum Wachsbau, zur Weisel- und Drohnenzucht dirigieren (v. Buttel-Reepen, 1900), werden auch die Signale sein, nach denen die einzelne Arbeiterin sich automatisch bei ihrer Berufswahl richtet. Vielleicht entsteht im Bienenhause, sobald die Zahl der in einem bestimmten Fache Beschäftigten den zweckdienlichen Prozentsatz überschreitet, ein ganz besonderer Geruch, der als ein adäquater Reiz auf die betreffenden Bienen zurückwirkt und eine gewisse „Stimmung" in ihnen hervorruft; und wenn auf einem anderen Gebiete fühlbarer Mangel an Arbeitskräften herrscht, so könnte der hierdurch verursachte abnorme Zustand die Mitglieder dieser Gruppe zur Produktion eines bestimmten Tones reizen: wirkte nun der Ton auf die zuvor „gestimmten" Arbeiterinnen des überfüllten Berufes ein, so ergriffen sie automatisch die durch die Art des Tones bezeichnete anderweite Beschäftigung, was so lange geschehen würde, bis die richtige Proportion erreicht wäre und der Reiz verschwände. Und so ließe sich offenbar durch weitere Verschränkung sukzedan oder gleichzeitig verlaufender Reizvorgänge dafür sorgen, daß die Bienengesellschaft ein typisches Zahlenverhältnis zwischen allen ihren Beschäftigungsgruppen jederzeit und unabhängig von der Gesamtstärke bewahrt. In diesen ganzen Zusammenhang aber spielt nichts hinein, das nicht — wenigstens im Prinzip — mechanistisch begreifbar wäre.

Unser kleiner Exkurs hat uns dem kausalen Verständnisse des uns beschäftigenden Problems, der proportionalen Selbstgliederung des Echinidendarmes, erheblich näher gebracht. Trotzdem erscheint der Abstand von dem erstrebten Ziele immer noch reichlich weit. Bienen besitzen doch Sinnesorgane, um adäquate Reize aufzunehmen, Nerven, um sie zu leiten, vor allem ein kompliziertes Gehirn, darin die planmäßige Verschränkung gleichzeitiger Reizgeschehen untereinander oder mit den Residuen früher absolvierter Vorgänge erfolgen kann. Furchungszellen aber besitzen nichts von alledem. — Hier bringt uns nun die schon erprobte Methode der stammesgeschichtlichen Betrachtungsweise wertvolle Hilfe. Wir haben ein für allemal ausgemacht, daß wir den Metazoenzellen auf jedem Spezialgebiete denjenigen Grad von struktureller und funktioneller Komplikation zuschreiben dürfen, der von den höchstorganisierten unter ihren solitär gebliebenen Seitenverwandten, den Infusorien, erreicht worden ist. Den so eröffneten Komplikations-Kredit gilt es jetzt im Interesse unseres Problems bis an die Grenze der Möglichkeit auszunutzen.

Bestimmen wir also den Umfang dieser Möglichkeit: wie hoch steigert sich bei Infusorien, z. B. einem *Stentor*, die Komplikation in der Reizsphäre. Hierüber hat uns besonders Jennings in einer Reihe vortrefflicher Studien Dinge mitgeteilt, von denen man sich früher nichts hätte träumen lassen. *Stentor* benimmt sich in allerhand wechselnden Lebenslagen, denen er häufiger ausgesetzt ist, so zweckentsprechend, daß er darin gegen manches Metazoon, z. B. eine *Planaria*, kaum irgendwie zurücksteht. Diese hohe Begabung beruht jedoch nicht sowohl in einer Fülle verschiedener Reaktionsmöglichkeiten auf separate Reize, sondern vor allem darin, daß ein und derselbe Reiz je nach den Umständen, unter denen er wirkt, in zweckmäßig differenzierter Weise beantwortet wird. Erreicht z. B. dem Wasser zugefügtes Karminpulver die Mundscheibe des festgehefteten Tieres, so nimmt es zunächst keine Notiz davon; erst eine Weile später biegt es sich, als ob es durch die dauernde

Gegenwart des Stoffes doch belästigt würde, leicht zur Seite, und diese Bewegung wird einige Male wiederholt. Da aber der Reiz noch immer nicht verschwunden ist, beginnt unser *Stentor*, indem er die Schlagrichtung der kräftigen Mund-Membranellen plötzlich umgekehrt, zu husten — umsonst: die momentan zurückgeworfenen Partikelchen sind gleich wieder da. Jetzt greift das Geschöpf zu einem radikaleren Mittel: es zieht sich mit einem Ruck in seine gallertige Röhre zurück, — um beim hervorkommen auf das Karmin zu treffen. Abermalige Kontraktion, neue Enttäuschung. Nach drei- bis viermaliger Wiederholung kommt es auf eine lange Zeit überhaupt nicht mehr zum Vorschein. Schließlich wird ihm die Sache zu bunt, es löst sich los und schwimmt davon. Ebenso zweckmäßig ist, daß *Stentor* auf eine erste leise Erschütterung hin sogleich in seine Röhre verschwindet, — es könnte ja ein Feind im Anzuge sein, — bei mehrfacher Wiederholung desselben schwachen Reizes aber nicht mehr reagiert: die Gefahr ist vorüber; oder wenn der festgeheftete *Stentor* nicht, wie der frei umherschwimmende, durch Licht zu besonderen Reaktionen veranlaßt wird. — Nun setzt die Fähigkeit des Infusors, den gleichen Reiz bald so, bald so zu beantworten, unweigerlich voraus, daß seine eigene körperliche Kondition in beiden Fällen nicht die gleiche ist. Der *Stentor*, der auf die Gegenwart von etwas Karmin mit heftigem Zurückfahren reagiert, muß anders beschaffen sein, als derjenige, der nur den Cilienschlag umkehrt, oder sich zur Seite wendet, oder überhaupt nichts tut. Und das angeheftete, dem Lichte gegenüber indifferente Tier muß sich vom schwimmenden, das durch den Lichtstrahl beeinflußt wird, qualitativ unterscheiden. Da nun diese wechselnden „physiologischen Zustände", wie Jennings sie nennt (1904 p. 112; „Engramme" nach Semon 1904), nur dann eintreten, wenn gewisse andere, aus Reiz und Reaktion bestehende Erlebnisse vorausgegangen sind, oder ein bestimmter Reiz (z. B. die Schwimmbewegung) gleichzeitig wirkt, so ist klar, daß unsere Zustände durch eben jene anderweiten Erlebnisse herbeigeführt werden. Dies aber geschieht in einer zweckdienlichen, ad hoc erworbenen Weise: es soll von jeder Reaktion auf das Karmin ein Zustand übrig bleiben, der nunmehr das Individuum, falls der Reiz nicht verschwunden ist, zu einer nachdrücklicheren Abwehrbewegung disponiert. So finden wir denn bei *Stentor* die Fähigkeit zur planvollen Verknüpfung gleichzeitig oder nacheinander wirkender Reizvorgänge, die wir vorhin den Bienen zugeschrieben haben, aufs klarste ausgeprägt und reichlich verwendet. Schade, daß es keine staatenbildenden Stentoren gibt: ich bin der Meinung, daß sie vermöge der hohen Komplikation ihrer Reizsphäre die schönsten „sozialen Instinkte" erlernen könnten. Jedenfalls würden sie der Aufgabe, sich nach bestimmter Proportion zu gruppieren, gerade so gut, wie die Arbeitsbienen, gewachsen sein; obwohl doch *Stentor* ebensowenig Sinnesorgane, Hirn und Nerven besitzt, als irgend eine Metazoenzelle.

Da sind wir wieder bei unserem eigentlichen Probleme angelangt. Wir trauen den Zellen des Echiniden-Entoderms die gleiche Komplikation der Reizsphäre zu, wie *Stentor*, ihrem entfernten Verwandten. Die Darmzelle kann, wie jener, mit der Fähigkeit ausgerüstet sein, durch Reizerlebnisse in besondere physiologische Zustände versetzt zu werden, in denen sie auf andere Reize nach vorbedachtem Plane typisch reagiert. Dann wird wohl auch die proportionale Selbstgliederung des Echinidendarmes sich ohne das Eingreifen eines vitalistischen deus ex machina, lediglich auf Grund hoch-

komplizierter Reizvorgänge und Reizverschränkungen prinzipiell begreifen lassen.

Wie man sich freilich im speziellen den Mechanismus dieser Selbstgliederung zu denken habe, ist eine Gewissensfrage. Ich begnüge mich, vom möglichen Wesen solcher Kausalverläufe mit Hilfe eines stark vereinfachten Beispieles eine ungefähre Idee zu geben. Wir nehmen an, die Selbstgliederung bestehe nur darin, daß in der Mitte zwischen Anfang und Ende des Urdarmes eine ringförmige Einschnürung gebildet werde, und fordern nun innerhalb der festgestellten Möglichkeitsgrenzen frisch darauf los. Die Ansatzstelle am Urmund mit ihren besonderen Spannungs- und Nachbarschaftsverhältnissen bedinge zur typischen Zeit einen differenziellen Zustand der dort gelegenen Blastomere, der sich durch einen chemischen Reiz über den Darm verbreitet, doch so, daß seine Stärke mit der Entfernung vom Urmund allmählich geringer wird. Andrerseits entstehe aber auch am distalen, blinden Ende des Darmsackes ein spezifischer Reiz; und dieser zweite Reiz soll ebenfalls in regelmäßigem Gefälle auf die Umgebung übergreifen. Dann ist eine jede zwischen Anfang und Ende gelegene Darmzelle der Wirkung zweier Reize, eines proximalen und eines distalen, ausgesetzt, deren gegenseitiges Intensitätsverhältnis sich in der Achsenrichtung ändert: nahe dem Urmund ist der proximale Reiz der stärkere, gegen das blinde Ende zu überwiegt der distale; in der Mitte des Ganzen aber — vorausgesetzt, daß das Gefälle beider Reize denselben Index besitzt — sind ihre Intensitäten gleich. Nun nehmen wir ferner an, jede Urdarmzelle sei außer der bis dahin geübten epithelbildenden Betätigung mit einer zweiten Reaktionsmöglichkeit ausgestattet: der Fähigkeit, sich „umgekehrt keilförmig" zu deformieren, ihr cytotaktisches Verhalten in dieser oder jener Weise zu ändern, überhaupt den formbildnerischen Weg einzuschlagen, der bei Beteiligung vieler zur Bildung einer konkaven Einsenkung führt. Und diese anderweite Art des Verhaltens trete ein, sobald eine Zelle vom proximalen und distalen Reize gleich stark getroffen wird. Dann ist gewiß, daß in der Mitte des Ganzen rings um die Achse herum die Einschnürung beginnen müßte. Dicht oberhalb und unterhalb des am stärksten gereizten und am exaktesten reagierenden Ringes könnten sich Nachbarzellen in minder ausgeprägtem Maße ähnlich verhalten und vermittelten so den Übergang zum ungereizten, in der konvexen Wölbung verbleibenden Epithel. Und diese ganze Selbstgliederung wäre von der Größe des Darmsackes, der Anzahl der ihn zusammensetzenden Zellen in weiten Grenzen unabhängig. Analog, nur komplizierter würde die dreifache Selbstgliederung des Echinidendarmes zu deuten sein.

Niemand darf gegen das prinzipielle dieser Darlegung einwenden, das alles sei viel zu spitzfindig für die Wirklichkeit und darum nicht annehmbar: wer so reden wollte, der bewiese nur, daß er die prozessuale Sachlage völlig verkennt. Mechanistische Erklärungen von ganz beliebig gesteigerter Komplikation — so sagten wir in der Einleitung — sind immer noch sparsamer als vitalistische. Darum fällt dem Vitalisten die Verpflichtung zu, die prinzipielle Unerklärbarkeit eines strittigen Vorganges durch physiko-chemische Ursachen nachzuweisen. Gelingt dies nicht, oder vermag die Gegenpartei darzutun, daß eine Bewirkung durch mechanistische Faktoren nicht absolut ausgeschlossen ist, so gilt „in dubio pro reo": im Zweifelsfalle zugunsten der verdächtigten mechanistischen Erklärungsart. — Ich denke aber, daß ich das letztere Erfordernis nicht nur erfüllt, sondern sogar — durch den stammesgeschichtlich begründeten Vergleich der Zellen mit Protozoen — die Wahr-

scheinlichkeit der Annahme, die Selbstgliederung des Echinidendarmes sei mechanistisch deutbar, bewiesen habe.

Die allgemeinere Nutzanwendung ist natürlich die, daß man auf vitalistischer Seite sich mehr als bisher davor hüten sollte, ontogenetische Vorgänge, deren restlose Zurückführung auf physiko-chemische Faktoren nicht gelingen will, als unanfechtbare Beweise autonom-biologischen Geschehens hinzustellen. Für eine so radikale Beurteilung sind eben die Blastomere — trotz ihres täuschend einfachen Aussehens — zu fein organisiert. Auf Grund verwickelter Strukturen und chemischer Besonderheiten im Zellleib und Kern erreichen ihre Funktionen in reaktiver Hinsicht, vor allem aber in der Sphäre der Reizaufnahme und Reizverwendung eine solche Höhe der Komplikation, daß man ihre programmmäßige Betätigung mit den Instinkten selbständiger Tiere (zur Strassen 1898a p. 155) ruhig vergleichen darf. Da liegt denn doch die Befürchtung allzu nahe, daß die „Rätselhaftigkeit" eines Geschehnisses nur durch unser eigenes Unvermögen, den komplizierten Zusammenhang zu durchschauen, verschuldet werde.

b. Stammesgeschichte der kommunalen Formbildung.

Während wir bisher die formbildende Befähigung der einzelnen Zelle genetisch beurteilt haben, wenden wir jetzt den gleichen Gesichtspunkt auf die Formbildung des ganzen Organismus an: wir fragen, wie diejenigen Faktoren, durch die das typische Verschiedenwerden der Zellen innerhalb eines Individuums herbeigeführt wird, beschaffen und wie sie entstanden sind. Diese Besprechung darf — trotz der Größe ihres Gegenstandes — verhältnismäßig kurz gehalten sein, da unsere Angelegenheit schon von berufenen Forschern, unter denen ich nur Weismann nenne, erörtert worden ist, ich selber aber nicht viel neues und wichtiges darin vorzubringen habe.

Unser Problem umfaßt zweierlei wohl zu unterscheidende Dinge. Erstens das Ungleichwerden der Zellen in aufeinanderfolgenden Generationen, also zwischen je einer Mutterzelle und ihren beiden Töchtern; zweitens das Auftreten einer Differenz innerhalb einer und derselben Generation, d. h. zwischen Schwesterzellen und Cousinen in irgend einem Grade.

1.

Die erstgenannte Erscheinung, die man als sukzedane Differenzierung bezeichnen könnte, ist vom genetischen Standpunkte aus sehr anspruchslos; für uns enthält sie, genau betrachtet, überhaupt kein neues Problem. Denken wir uns eine kugelige Blastaeadenform, deren Zellen auf jeder einzelnen Altersstufe untereinander sämtlich gleich, jedoch etappenweise von Generation zu Generation verschieden werden, indem die Ausgangszelle durch sukzessive Klüftung zuerst den runden Blastomeren, später den kompliziert geformten, erwerbstätigen Gewebezellen, endlich durch Auflösung des Ganzen einem Schwarm isolierter Keimzellen den Ursprung gibt: dann könnte dieser mehrfach wiederholte Umschlag des formativen Verhaltens allemal durch einen im Organismus selbst, und zwar zu vorge-

schriebener Zeit entstandenen Reiz hervorgerufen sein. Denn mit der fortschreitenden Klüftung ändern sich gewisse zur Auslösung geeignete Zustände des Keimes in gesetzmäßiger Weise. Zum Beispiel wird das Verhältnis zwischen der Masse der Einzelzelle und ihrer freien Oberfläche mit jedem Teilungsschritte ein anderes. Und wie sich denken ließe, daß ein bestimmtes, auf vorgeschriebener Stufe erreichtes Verhältnis dieser Art die Rolle des adäquaten Reizes spielte, der die betreffende Zellengeneration zur Ausbildung der flagellatenähnlichen Spezialgestalt veranlaßte, so könnten in andern Fällen durch zeitlich normierten Eintritt einer Druckwirkung zwischen Keim und Schale, oder eine besondere „Kern-Plasmarelation" (vgl. p. 58) formbildende Reaktionen ganzer Altersklassen zur Auslösung kommen. Für die genau äqual gefurchte, isotrope Blastula eines höheren Metazoons gälte dasselbe. Und es ist klar, daß diese einfachste Form der sukzedanen Differenzierung, die nichts weiter voraussetzt, als die Fähigkeit einer Zellenkategorie, auf eine kleine Anzahl ungleicher Reize mit zugeordneten inneren Bewegungen zu reagieren, sehr leicht aus derjenigen Reaktionsfähigkeit hervorgebildet werden konnte, die als Erbteil der Flagellaten auf die niedrigsten Vielzelligen übergegangen war.

Aber auch die folgende, anscheinend viel kompliziertere Art von sukzedaner Differenzierung bereitete der phylogenetischen Herleitung keine Schwierigkeit. Nehmen wir an, für irgend eine gleichzellige Blastaeade oder Blastula sei experimentell bewiesen worden, daß jede Einzelzelle der x-ten Klüftungsstufe ein bestimmtes Geschehnis, z. B. die Ausbildung der geißeltragenden Spezialgestalt, ohne Hilfe eines vom Zustande der Nachbarschaft abhängigen oder von der eigenen Größe oder Kern-Plasmarelation gelieferten Reizes absolviert; und daß nur diese eine Altersklasse hierzu befähigt sei. Dann müßten die Zellen der x-ten Generation sich von den übrigen durch irgend ein unsichtbares qualitatives Merkmal unterscheiden. Die lebende Substanz der Ausgangszelle hätte die Eigenschaft, nach einer vorgeschriebenen Zahl von Klüftungen in allen Zweigen des genealogischen Stammbaumes die betreffende Besonderheit neu hervorzubringen. Aber diese Eigenschaft der „sukzedanen Selbstdifferenzierung" stände den Entwickelungs- und Reaktionsverhältnissen der Protozoen doch nicht so fremd gegenüber, als es auf den ersten Blick vielleicht scheint. Wenn ein *Stentor* durch bestimmte Erlebnisse in „physiologische Zustände" versetzt wird, die ihn zu anderweiter Reaktionsweise disponieren, so halten solche Zustände nicht lange an: eine kleine Weile später ist das Geschöpfchen wieder ganz das alte, es hat sein Erlebnis „vergessen" und reagiert, als hätte es nichts erlebt. Aber natürlich ist die kürzere oder längere Dauer dieser Erscheinungen bedeutungslos, und wir glauben ohne weiteres, daß irgend eine andere Zelle den physiologischen Zustand, in den sie durch ein Erlebnis versetzt wird, bis an das Ende ihrer Existenz oder bis zur Teilung bewahrt und ihren beiden Töchtern überliefert. Wie es nun möglich war, den *Stentor* so zu organisieren, daß er durch vielmalige Wiederholung des gleichen Reizes nacheinander in vier bis fünf verschiedene Zustände gerät, so konnte auch eine Plasmaart die Eigenschaft, durch das periodische Erlebnis der Mitose Schritt für Schritt in neue Zustände und mit dem x-ten Schritte in denjenigen versetzt zu werden, der ein bestimmtes Bewegungsphänomen (als innerer Reiz) bewirken muß, durch Selektion erwerben. Und ebenso leicht erfüllbar war die notwendige Forderung, daß bei einer so beschaffenen Blastaeadenform die letzte Altersklasse schließlich alle eigenen Erlebnisse, wie die der vorausgegangenen Stufen „ver-

gessen" und als ein Schwarm isolierter Keimzellen in den Zustand der Ausgangszelle zurückfallen müßte.

Übrigens ist ja das Ungleichwerden aufeinanderfolgender Zellengenerationen bei Protozoen mit komplizierterer Entwickelungsweise, z. B. den Coccidien, keineswegs unbekannt. Und es mag sein, daß diese sukzedanen Differenzierungen in einigen Fällen durch äußere Reize, in anderen durch eine gesetzmäßige Folge innerer Umstimmungen herbeigeführt werden.

2.

Neue Fragen erheben sich dort, wo uns in Phylogenesis und Ontogenesis zum ersten Male typische Verschiedenheit gleichaltriger Zellen oder simultane Differenzierung entgegentritt. Daß es ein stammesgeschichtlicher Fortschritt war, die Isotropie der kugelrunden, gleichzelligen, ordnungslos umhertaumelnden Blastaea zu stören, indem durch Koordination des Cilienschlages eine bestimmte Bewegungsrichtung angenommen, und in der Achse dieser Bewegung Vorder- und Hinterende gestaltlich und funktionell differenziert wurden, liegt auf der Hand. Wie aber mögen die Mechanismen, die ontogenetisch das typische Ungleichwerden der Schwester- und Cousinenzellen bewirken, entstanden sein?

Es ist wohl fast gewiß, daß in der ersten Zeit die Richtung der Achse, auf die ja durchaus nichts ankam, dem Zufalle überlassen blieb: nur so war es möglich, die altüberlieferte Methode der erbgleichen Zellteilung auch fernerhin beizubehalten, indem die Fähigkeit, die Form und Bildung einer „axialen" Zelle anzunehmen, sämtlichen Blastomeren einer bestimmten Klüftungsstufe (durch sukzedane Differenzierung) übertragen wurde. Offenbar aber bedurfte dann die Ontogenesis der Hilfe irgend eines anisotropen Geschehens, das die Realisation dieser allgemeinen Befähigung auf eine beliebige Achse einschränken, das formbildende Ereignis „lokalisieren" konnte. Hierzu boten sich zunächst gewisse Zustände der Außenwelt dar. Wurden z. B. die Zellen der prädestinierten Altersklasse so eingerichtet, daß diejenigen, die im entscheidenden Moment dem Lichte zugewendet waren, samt ihren Antipoden ein differenzielles Verhalten annehmen mußten, so war die Herstellung axialer Symmetrie bereits garantiert. Ebenso konnte das zufällige Verhältnis der Zellen zur Schwerkraft, oder, falls das Geschöpf zur sessilen Lebensweise überging, die erste Berührung mit einer festen Masse als adäquater Reiz verwendet werden. Es gab jedoch noch eine andere, von der Außenwelt unabhängige und darum für manche Fälle wohl zweckmäßigere Möglichkeit, die Lokalisation der Symmetrieachse durch einen Zufall besorgen zu lassen, — eine besondere Form der Reizverschränkung, von deren Wesen ein Beispiel aus der Tierpsychologie die beste Vorstellung gibt. Man kennt die eigentümlich zweckmäßige Art, wie umgefallene Seesterne sich wieder auf die Beine helfen. Nachdem das Geschöpf die wimmelnden Füßchen nach allen Seiten hin „suchend" ausgestreckt hatte, beginnt es die Spitzen von zwei oder drei benachbarten Armen bodenwärts umzudrehen, heftet daselbst die äußersten Füßchen und durch weitere Drehung immer neue an, neigt unter dem wachsenden Zuge der fixierten Arme bald auch die Mundfläche dieser selben Seite zu, überschlägt sich in elegantem Bogen und steht. Nun wissen wir durch Experimente von Romanes und anderen, daß alle fünf

Arme gleichmäßig und selbständig zur Ausführung des „Umkehrreflexes“ befähigt sind. Da aber die gleichzeitige Inangriffnahme durch alle fünf durchaus nicht zum Ziele führen, sondern den notwendigen Purzelbaum gerade vereiteln würde, so ist durch nervöse Reizvermittelung die Einrichtung getroffen, daß der Beginn der Drehung an irgend einem Arm — und einer wird ja aus naheliegenden Gründen immer der erste sein — den Umkehrtrieb der gegenüberliegenden Arme lähmt (Loeb 1899 p. 39). So dient hier eine geringe, zufällige und an sich bedeutungslose Differenz als Reiz zur Lokalisation der allseitig vorhandenen Umkehrfähigkeit auf eine beschränktere Stelle. Und reiner Zufall entscheidet, welcher Arm sich wirklich drehen, in welcher Richtung der Umschlag erfolgen soll. Nach diesem Prinzipe des zufälligen „Zuerstfertigseins“ konnte nun auch die Symmetrieachse eines primitiven Metazoons ontogenetisch lokalisiert werden. Nehmen wir an, die sämtlichen Zellen der kritischen Klüftungsstufe erhielten durch irgend einen Vorgang sukzedaner Differenzierung die Fähigkeit, diejenige neue Form und Bildung, die für die Zellen des künftigen Vorderendes charakteristisch ist, von selber hervorzubringen. Dann wäre doch, schon wegen der zeitlichen Ungenauigkeit der Klüftungen, gewiß, daß irgend eine Zelle mit ihrem Pensum zuerst begänne und fertig würde: so ergäbe sich trotz der Gleichartigkeit aller Befähigungen eine momentane Anisotropie. Aber dieser flüchtige Zustand könnte dadurch festgehalten werden, daß von der differenzierten Zelle sogleich ein chemischer oder sonstiger Reiz geliefert würde, der in allen übrigen Zellen die Fähigkeit, sich ebenso umzugestalten, dauernd unterbände. Durch die weitere Einrichtung, daß der Cilienschlag sich überall gegen das Vordernde orientierte, konnten die gegenüberliegenden Zellen zur Annahme einer „kaudalen“ Differenzierung, z. B. zur Einstülpung als Urdarm, veranlaßt werden, und die axiale, ungleichpolige Symmetrie der Gastraeaden war hergestellt.

3.

Nachdem die Achsendifferenzierung des isotropen Keimes auf diese oder jene Art begründet war, machte die Beschaffung lokalisierender Reizmechanismen für weitere, nützlich werdende Formbildungsprozesse innerhalb der Achse und um die Achse herum keine Mühe. Jedes entstandene Organ konnte zur Auslösung anderer verwendet werden, und da auch sukzedane Differenzierung dauernd leistungsfähig blieb, so war der Spielraum formativer Geschehensmöglichkeit schon jetzt nicht ganz gering; ohne freilich über den etwas monotonen Formenkreis der Rotationskörper hinauszugehen. Allein es ist ja klar, daß nach denselben Methoden, denen der gleichzellige Keim seine erste Simultandifferenzierung verdankt, ontogenetische Mittel für weitere Komplikationen und höhere Grade der Anisotropie bereitgestellt werden konnten. War es z. B. aus adaptiven Gründen wünschenswert, rund um die Mundöffnung einer genau symmetrischen Gastrula tentakelartige Gebilde in regelmäßigen Abständen hervortreten zu lassen, so bot sich hierzu folgender Weg. Sämtliche Zellen des Urmundrandes erhielten durch den spezifischen Reiz dieser ihrer Lage die Fähigkeit, durch Annahme einer neuen Spezialgestalt, cytotaktischen Wirkungsart und Produktion neuer Reize die Bildung eines Tentakels einzuleiten. Damit aber die Verwirklichung dieser allgemeinen Fähigkeit auf wenige, bestimmt verteilte Punkte des Randes lokalisiert blieb,

wurde nach dem Prinzipe des Zuerstfertigseins verordnet, daß in dem Augenblicke, in dem die erste Tentakelknospe sich irgendwo differenzierte, alle übrigen Randzellen durch einen chemischen Hemmungsreiz in der Ausübung ihres formativen Rechtes behindert wurden. Nur diejenige Zelle, die den links und rechts herum in regelmäßigem Gefälle sich ausbreitenden Reiz von beiden Seiten in gleicher Stärke empfing, d. h. die diametral gegenüberliegende, blieb von der Hemmung frei: hier wuchs der zweite Tentakel. Es ist klar, daß nunmehr derselbe Reizmechanismus imstande war, beiderseits einen dritten und vierten, durch wiederholte Interkalation immer mehr Tentakel hervorzurufen. Und wenn die vorgesehene Anzahl erfüllt, eine gewisse Kleinheit der Abstände von Tentakel zu Tentakel erreicht worden war, so wurde durch einen neuen Hemmungsreiz der weiteren Interkalation — entweder dauernd, oder bis das Wachstum des Tieres wieder Raum geschaffen hatte, — ein Ziel gesetzt. — Ebensogut wie die Polysymmetrie des Radiärtieres konnten aber natürlich auch disymmetrische, bilaterale, selbst asymmetrische Organisationen durch planvolle Ausnutzung der protoplasmatischen Reizbarkeit ontogenetisch begründet werden. So ist denn die Möglichkeit, bei durchweg erbgleicher Mitose mit Hilfe äußerer und innerer Auslösungen und Hemmungsreize typische Gestaltung hervorzubringen, a priori vollkommen unbeschränkt: die ungeheure Komplikation des Reizgeschehens, das etwa der Ontogenesis eines Wirbeltieres mit ihrem fast unermeßlichen Reichtum an sukzedaner und simultaner Differenzierung zugrunde liegen müßte, bereitete, da sie kontinuierlich aus Vorgängen, wie sie *Coccidium* darbietet, entstehen konnte, kein prinzipielles Hindernis.

Nur eine, unvermeidliche Obliegenheit: die Bildung der Keimzellen, scheint sich mit dieser Art von Entwickelungsbetrieb weniger gut zu vertragen. Wo die Zahl der Klüftungsstufen und formativen Einzelgeschehnisse eine geringe ist, fällt uns die Vorstellung nicht schwer, daß alle Zellen der letzten Generation, oder einzelne, von selbst, oder auf Reize hin die physiologischen Zustände, in die sie sukzessive versetzt worden waren, „vergessen" und die spezifische Ausgangs-Disposition, wie *Stentor* die seinige, zurückerhalten. Bei stark vermehrten Komplikationsverhältnissen aber erscheint diese Rückverwandlung selber als ein Problem. Man meint, am Ende einer so langen und erlebnisreichen Laufbahn sollte die Zellsubstanz sich allenthalben derart verändert haben, daß sie ihre ursprüngliche Beschaffenheit nicht ohne weiteres, wie man ein Hemd wechselt, zurückgewinnen könnte. — Nun, dieser Schwierigkeit, falls eine solche bestand, war leicht zu begegnen. Es bedurfte nur der Einrichtung, daß eben die Keimzellen nicht erst als letzte Spitzen einer Generationsfolge, die an zahlreichen formbildenden Prozessen aktiv teilgenommen, entsprechend viele Reize empfangen und physiologische Zustände durchlaufen hatte, in Erscheinung traten; sondern der Zweig des ontogenetischen Stammbaumes, der die Geschlechtsprodukte tragen sollte, frühzeitig allen formativen Nebenpflichten entzogen wurde. Vielleicht aber war die Zurückverwandlung der durch vorausgegangene Erlebnisse beliebig stark alterierten Zellensubstanz überhaupt nicht schwierig. Nehmen wir an, bei aller Veränderung der physiologischen Zustände bewahrte immer ein Teil der Zelle, z. B. der Kern, die ursprüngliche Beschaffenheit, so könnte dieser unveränderte Anteil unter bestimmten Verhältnissen die ganze Zelle in diejenige Disposition zurückversetzen, die für das Ei charakteristisch war (vgl. Driesch 1894 p. 124). — Und wer weiß, ob nicht auch bei *Stentor* die Fähigkeit, in physiologische Zustände zu geraten, lediglich dem Zellleibe innewohnt, der

Kern aber die wichtige Funktion besitzt, am Ende jeder Folge von Reizerlebnissen das Protoplasma in die neutrale Beschaffenheit zurückzuführen.

4.

Wenn nun die Möglichkeit, mit Hilfe durchweg erbgleicher Teilung und eines Systems von wechselseitigen Reizvorgängen Tierkörper von ganz beliebig hoher Komplikation ontogenetisch herzustellen, keinem Zweifel unterliegt, so wissen wir doch, daß diese Möglichkeit in der Natur höchst selten, wohl nur bei einigen Coelenteraten (Maas 1905) verwirklicht ist. Bei weitaus den meisten Geschöpfen bedient sich die Ontogenesis, sei es zum Teil, sei es ausschließlich, eines anderen Instrumentes zur Herstellung simultaner Differenzierungen: der erbungleichen Mitose; hierbei werden zwei Schwesterzellen, deren formbildnerisches Verhalten programmgemäß differiert, oder die durch sukzedane Selbstdifferenzierung Nachkommenschaften von ungleicher Beschaffenheit hervorzubringen haben, typisch verschieden in die Welt gesetzt. Die Ungleichheit kann chemisch sein oder strukturell; sie ist unsichtbar und nur durch Analyse zu beweisen, oder offensichtlich und wird schon durch ungleiche Größe oder ungleichen Dottergehalt dokumentiert; sie könnte auf völliger Separation der formbildenden Mechanismen beruhen, oder nur im einseitigen Besitz eines inneren lokalisierenden Reizes liegen, der die Ausübung einer Funktion, zu der im übrigen beide Schwestern befähigt sind, auf eine beschränkt. Es wäre sogar denkbar, daß die angeborene Ungleichheit zweier Schwesterzellen in etwas Relativem bestände, indem z. B. diejenige, die von irgend einem Stoffe mehr als die andere enthält, hierdurch zu abweichender Formbildung veranlaßt würde; in solchem Falle wirkte das „Mehr" der einen Zelle als fest lokalisierter Hemmungsreiz auf ihre Schwester; wonach man diese Art des möglichen Geschehens als einen physiologischen (und vielleicht auch phylogenetischen) Übergang zu reinen Reizprozessen betrachten dürfte. — Wie dem auch sei: das typisch ungleiche Schicksal zweier Schwesterzellen wird in allen diesen Fällen durch die besondere Art der vorausgegangenen Mitose — zwar mehr oder minder zwangsweise, aber für den Bereich der normalen Entwickelung immer entscheidend — festgelegt: die Divergenz der Schwestern beruht auf „simultaner Selbstdifferenzierung".

Nun begreifen wir sehr wohl, daß Differenzierung durch erbungleiche Mitosen im allgemeinen zweckmäßiger ist, als die durch wechselseitige Reize. Ein formbildnerischer Einzelvorgang, dessen sämtliche Gründe durch erbungleiche Teilung in die Zelle selbst hineingelegt worden sind, wird in seinem richtigen Verlaufe zumeist gesicherter sein, als ein anderer, dessen Zustandekommen auf Mitwirkung formativer, von der Außenwelt oder anderen Teilen des Keimes bezogener Reize angewiesen ist; denn viele Köche verderben leicht den Brei. Sind aber gar die kooperierenden Faktoren: Reiz und Reaktionsfähigkeit selber wieder von Reizvorgängen einer früheren Stufe genetisch abhängig, und ist in solcher Weise ein vielstufiges, nach oben zu erweitertes System von Abhängigkeiten, wie eine umgekehrte Pyramide, aufgebaut, so müßte jede winzige Verfehlung in frühen Stadien von Stufe zu Stufe immer weitere Kreise ziehen und schlimmere Defekte zeitigen, und die allzu häufige Entstehung von Krüppeln sollte die Folge sein. Darum: je mehr von den Simultandifferenzierungen einer Ontogenesis durch erbungleiche Teilung bewirkt werden, um so mehr

gewinnt ihr Gesamtverlauf an Sicherheit; am meisten, wenn von der Verwendung formativ auslösender und hemmender Reize gänzlich abgesehen ist, wie bei Ascaris. — Ein adaptives Interesse, die altüberlieferte erbgleiche Zellteilung bei höheren Metazoen durch erbungleiche zu ersetzen, lag also vor. Wie aber mag die Umwandlung stammesgeschichtlich zugegangen sein?

Wenn eine Zelle sich in zwei ungleiche Stücke zerlegen soll, so ist vor allem erforderlich, daß sie zur kritischen Zeit Anisotropie besitzt. Diese Forderung erfüllen alle Metazoenzellen ohne weiteres. Sogar die scheinbar isotropen Blastomere sind ja zum mindesten einachsig-ungleichpolig differenziert. Und für die Eier gilt wohl sicher das gleiche; sollte aber dennoch bei irgend einer Metazoenform das Ei zur Stufe völliger Isotropie herabgesunken sein, so wäre im Bedarfsfalle gewiß nichts leichter, als die Axialdifferenzierung, die der Gesamtheit der übrigen Zellen eigentümlich geblieben ist, neuerdings auf die Keimzellen auszudehnen. Unter solchen Umständen bot die Aufgabe, diejenigen Stoffe oder Strukturen, die das ungleiche Verhalten der Tochterzellen bewirken konnten, einseitig in der Mutter anzuhäufen, nirgendwo eine Schwierigkeit.

Nur wenig schwerer war die Erfüllung des zweiten Erfordernisses: die anisotrope, zur simultanen Selbstdifferenzierung ausersehene Zelle mußte derartig aufgeteilt werden, daß nun auch wirklich jeder Tochter ein besonderes, von dem der anderen verschiedenes Erbteil zufiel. Bis dahin waren die Spindeln der Metazoenzellen allemal senkrecht zur Achse gerichtet gewesen; die auftretende Scheidewand spaltete die innere Symmetrie der Länge nach in zwei erbgleiche Hälften; und da nach Abschluß der Mitose jede neugeborene Zelle mit ihrer gesamten Organisation sich „aufrichtete", bis ihre Symmetrieachse senkrecht zur freien Oberfläche der Zellenschicht lag, so wurde sie bei der nächstfolgenden „paratangentialen" Mitose wiederum längsgeteilt. Nun war zwar diese Teilungsweise uralt — ging sie doch unmittelbar auf die erbgleiche Längsteilung der Flagellaten zurück —, und empfahl sich außerdem durch ihre besondere cytologische Einfachheit. Da jedoch notorisch bereits bei Protozoen, nämlich den Infusorien und sogar einigen Flagellaten, die klassische Methode der erbgleichen Längsspaltung durch andere Teilungsrichtungen ersetzt worden ist, so dürfen wir glauben, daß sie auch in der Entwickelung der Metazoen, sobald damit ein greifbarer Gewinn verbunden war, modifiziert werden konnte. Hierzu bot sich ein doppelter Weg. Erstens lag ja nahe, den Teilungsapparat einer Zelle so einzurichten, daß die Spindel nicht mehr senkrecht zur Achse, sondern in die Achse selber zu liegen kam, die ungleichpolige Zelle also durch eine quere Scheidewand in eine „obere" und „untere" Hälfte zerschnitten wurde. Und diese Art von erbungleicher Teilung konnte für alle oder einzelne Zellen eines Keimes, für späte oder frühe Stufen verordnet werden. Bei manchen Medusen geschieht z. B. die Klüftung bis zum Blastulastadium durchaus erbgleich-paratangential, worauf von jeder Zelle die proximale, dotterhaltige Hälfte abgetrennt, und so mit einem Schlage die Scheidung von Entoderm und Ektoderm vollzogen wird. Bei Ascaris wird schon das Ei durch seine „vertikale" Mitose erbungleich aufgeteilt. — Die zweite, in manchen Verhältnissen vielleicht noch praktikablere Möglichkeit, zum Zwecke erbungleicher Teilung die traditionelle Längsspaltung mit quergestellter Spindel abzuändern, war folgende. Es konnte bei irgendwelchen Zellen der Modus getroffen werden, daß die postmitotische „Aufrichtung" der gesamten Organisation unter-

blieb, Kern und Sphäre aber innerhalb der Zelle sich drehten, bis ihre Verbindungslinie — wie sonst die Symmetrieachse — senkrecht zur Oberfläche des Epithels gerichtet lag: erfolgte dann die Teilung paratangential, so schnitt die Scheidewand nicht mehr der Länge nach, sondern schräg oder gar quer zur Achse durch die Symmetrie hindurch und trennte die Zelle in zwei ungleichwertige Tochterzellen. Besonders gangbar erscheint dieser Weg zur erbungleichen Teilung auch für das Ei. Wird ein polar differenziertes, z. B. in seiner unteren Hälfte mit Dottermasse erfülltes Ei paratangential, und zwar speziell nach der bequemen Hertwigschen Regel gefurcht, so folgt auf zwei meridionale, die Symmetrieachse enthaltende, also erbgleiche Furchen eine äquatoriale, die jedes Viertel in einen oberen plasmatischen und einen unteren dotterhaltigen Bezirk zerschneiden muß.

Aber mit der Frage nach der Phylogenie der simultanen Selbstdifferenzierung verknüpft sich unlösbar die andere, wie es möglich war, bei solcher Veränderung des kausalen Entwickelungsverlaufes die wichtige Funktion der Keimzellenbildung im Gang zu erhalten. Daß bei den durchweg erbgleich geteilten Organismen bestimmte Zellen, in denen ja alle für die Formbildung wesentlichen Bestandteile des Eies, wenn auch in neuer Gestalt und anderem „physiologischem Zustande" vorhanden sind, schließlich doch zur Beschaffenheit der Ausgangszelle zurückkehren können, — eventuell unter dem Einflusse des unverändert gebliebenen Zellkernes —, begreifen wir. Aber es scheint auf den ersten Blick, als würde die hier gewahrte „Kontinuität" von Ei zu Ei durch erbungleiche Teilung, falls diese den ganzen Keim betrifft, rettungslos vernichtet. Ob nun die Keimzelle aus dem unteren oder oberen erbungleichen Teilstücke ihren Ursprung nimmt: die eine Hälfte der formbildenden Eiorganisation müßte ihr im Moment ihrer Entstehung doch wohl fehlen, und man fragt sich, wie sie das fehlende zu ersetzen imstande sein sollte. — Hier darf zunächst nicht vergessen werden, daß die Möglichkeit erbungleicher Teilung und simultaner Selbstdifferenzierung bereits gegeben ist, wenn die Anisotropie der querzuteilenden Zelle in nichts anderem besteht, als in allmählicher, quantitativer Veränderung — z. B. des Dottergehaltes — von Pol zu Pol. In solchem Falle besäße jedes Teilstück die gleiche Polarität, wie das Ei, und könnte unter adäquaten Bedingungen zur Keimzelle werden. Wo aber ein wirklich qualitativer Unterschied zwischen den beiden Hälften der Mutterzelle erkennbar wird, da wäre die Hilfshypothese, die vorhin in ähnlicher Bedrängnis verwendet wurde, daß nämlich der Kern der Kontinuitätsvermittler sei, auch hier erlaubt. Nehmen wir an, die ungleichpolig-axiale, qualitative Anisotropie der Zelle erstrecke sich auf ihren Plasmaleib und ihren Kern; bei der Mitose aber werde nur der Zellleib erbungleich durchgeschnitten; während der Kern, nachdem er seine einzelnen Bestandteile halbiert und hierauf mit Hilfe ordnender „Affinitäten" (Weismann 1902 p. 411) zu einer Doppel-Anisotropie verschoben hätte, sich erbgleich teilte; und endlich sei der Kern mit der Befähigung begabt, unter bestimmten Verhältnissen die eigene, totale Anisotropie auf das Zellprotoplasma zu übertragen. Dann besäße jede Zelle, ohne Rücksicht auf den halbierten oder gevierteilten Zustand ihrer plasmatischen Differenzierung, die Mittel zur Herstellung der Gesamtanisotropie, d. h. die Qualifikation zur Keimzelle.

So bot sich also Gelegenheit, durch einen kleinen Neuerwerb: die erbungleiche Aufteilung der ohnehin vorhandenen, von den Blastaeazellen her übernommenen plasmatischen Anisotropie — sei es im Ei, sei es in allen oder einzelnen Blastomeren — eine Anzahl fest

lokalisierter Differenzpunkte in den Keim hineinzutragen, die fortan als zuverlässige innere Ursachen der simultanen Differenzierung verwendet werden konnten. Wie sehr gewann z. B. die Gastrulation an Sicherheit, wenn die Stelle der Einstülpung, die an der erbgleich geklüfteten, isotropen Blastula sich nur durch äußere Reize oder nach dem Prinzipe des Zuerstfertigseins umständlich genug lokalisieren ließ, klipp und klar durch die chemische oder strukturelle Besonderheit, die eine bestimmte Zellengruppe vom unteren Pole des anisotropen Eies bezog, entschieden wurde. Und wir begreifen, daß die weitaus größte Mehrheit der Geschöpfe sich diesen bedeutenden und leicht zu beschaffenden Vorteil nicht entgehen ließ. Allein der neu betretene Weg zur Besserung versprach noch mehr. Nachdem die Methode der erbungleichen Teilung einmal erfunden war, lag es nahe, durch höhere Komplikation des Zellprotoplasma, vor allem im Ei, für die Entstehung einer größeren Mannigfaltigkeit fest lokalisierter Differenzpunkte im abgefurchten Keime Sorge zu tragen. Wie solches geschehen konnte, ist klar. Der Kern als Träger der Kontinuität mußte mit neuen chemischen oder strukturellen Komplikationen belastet werden, die er einerseits durch erbgleiche Kernteilung den künftigen Keimzellen zu überliefern hatte, andererseits dazu verwendete, dem Protoplasmakörper entsprechend höhere Anisotropien aufzuprägen. Diese aber wurden erbungleich zerlegt. Erhielt z. B. der einachsig-ungleichpolige Kern eines Eies irgendwo außerhalb seiner Achse eine asymmetrische Besonderheit, so konnte die hierdurch bewirkte analoge Veränderung des Eiprotoplasma, nachdem sie durch erbungleiche Aufteilung einer bestimmten, außerhalb der Keimesachse gelegenen Zellengruppe überwiesen worden war, daselbst die Ventralseite markieren. Und so weiter Schritt für Schritt. Schließlich kamen Ontogenesen zustande, bei denen jedes einzelne Geschehnis der Formbildung bereits im Ei durch eine fest lokalisierte Besonderheit vertreten und alle Simultandifferenzierung Selbstdifferenzierung ist, wie bei Ascaris. — Nebenher konnte die Fähigkeit, in denjenigen genealogischen Seitenzweigen, die nicht zu Keimzellen führen, auch den Kern in seine heterogenen Bestandteile erbungleich aufzulösen, nützlich sein und erworben werden.

5.

Allein man darf nicht glauben, daß die völlige Abschaffung formativ auslösender und hemmender Reize, die Stereotypierung des gesamten Entwickelungsverlaufes unter allen Umständen das adaptive Ideal gewesen sei, nach dem die Tierwelt strebte, und daß etwa die zahllosen Geschöpfe, in deren Entwickelung formative Reize eine mehr oder minder ausgedehnte Rolle spielen, in dieser Hinsicht durchweg auf einer tieferen Stufe ständen, als Ascaris. So absolut überragend ist doch die Zweckmäßigkeit der rein mosaikartigen Entwickelung nicht. Schon unter normalen Verhältnissen werden vielmehr der Formbildung oft genug Aufgaben gestellt, die sich mit Hilfe von formativen Reizen leicht, durch reine Selbstdifferenzierung aber nur unter Aufbietung enorm komplizierter und entsprechend empfindlicher Mechanismen lösen lassen, so daß die größere Sparsamkeit und Sicherheit deutlich auf seiten des Reizgeschehens liegt. Hierzu gehören vor allem jene Fälle, in denen Keimesteile verschiedenen Ursprungs nach einer langen und

wechselvollen Sonderentwickelung zum Aufbau eines gemeinsamen Organes zusammentreffen.

Wenn man erfährt, daß bei der Echinidenlarve die Mundbildung, die genau dort eintritt, wo kurz zuvor der hakenförmig umgebogene Urdarm das Ektoderm berührte, dennoch nicht durch eben diese Berührung ausgelöst, sondern ganz autonom vom Ektoderm vollzogen wird (Driesch, Garbowsky), so fühlt man sich schon geneigt, diese Einrichtung vom ökonomischen Standpunkte aus zu mißbilligen. Zwar scheint weder die Lokalisation des Mundes durch erbungleiche Zerlegung einer besonderen, bilateralen Eistruktur, noch die Beschaffung eines Mechanismus, der den Urdarm scharf in der Mittelebene ventralwärts umbiegt, übermäßig kompliziert. Aber daß die Selbstkrümmung des Darmes exakt genug von innen heraus geregelt sein sollte, um sein blindes Ende mit absoluter Treffsicherheit an die winzige präformierte Mundstelle heranzubringen, das glauben wir nicht: wenigstens die letzte Adjustierung und Verlötung des entodermalen Bestandteiles mit dem ektodermalen wird wohl durch orientierende Reizwirkung zwischen beiden zuwege gebracht. Sind hier aber Reize einmal nicht zu entbehren, so meinen wir: formative Auslösung der Mundbildung durch den Darm müßte bequemer, sicherer und ökonomischer sein. Und dabei handelt es sich in diesem Falle um die Verbindung zweier Keimesteile, deren getrennte Vorgeschichte nicht lang und relativ einfach war! — Wie viel schwieriger wäre z. B. die Aufgabe, die gegen die Haut vordringende Augenblase des Wirbeltieres mit einer durch simultane Selbstdifferenzierung bereitgestellten ektodermalen Linsenanlage pünktlich zusammenzuführen. Daß Keimesteile von so entfernter Verwandtschaft in der langen, ohne gegenseitigen Rapport durchlaufenen Generationenfolge die scharfe Richtung verlieren und im entscheidenden Moment das Rendezvous verfehlen würden, und daß deshalb durch chemotaktische Wechselwirkung für Korrektur gesorgt werden müßte, ist wohl gewiß. Aber damit allein kämen wir noch nicht aus: schlimmer als die räumliche Unstimmigkeit wäre die ebensowenig zu vermeidende zeitliche. Was sollte geschehen, wenn die „rhythmische Diskordanz“ zwischen Augenblase und Linsenanlage im Laufe so vieler, allemal mit kleinen Schwankungen der Zeitmaße verbundenen Teilungsschritte den Wert von zwei oder drei Generationen erreichte?, der eine von beiden Partnern also noch gar nicht fertig wäre, um an dem Schicksal des anderen programmgemäß teilzunehmen? Hier war unzweifelhaft die Schaffung eines formativen Reizverhältnisses das einzig zweckmäßige. Wurde den Zellen der larvalen Epidermis durchweg die Fähigkeit erteilt, auf den spezifischen Kontaktreiz der Augenblase mit Linsenbildung zu reagieren, so war die räumliche und zeitliche Koinzidenz der beiderseitigen Geschehnisse mit einem Schlage sichergestellt. Und die Wirbeltier-Ontogenese, die in der Tat nach solcher Methode zu Werke geht (Herbst, Spemann, Lewis), steht technisch durchaus auf der Höhe. — Gleiches gilt für eine Unsumme analoger Fälle.

Es gab aber noch einen anderen, nicht in normalen Verhältnissen wurzelnden Grund, der unter Umständen wünschenswert machen konnte, an der Entwickelung durch formative Reizvorgänge festzuhalten, ja sogar: solche Vorgänge in eigenartiger Modalität neu einzuführen. Hiervon soll im folgenden und letzten Absatze die Rede sein.

c. Stammesgeschichte der Regulation.

1.

Zunächst bedarf die vorhin gewonnene Einsicht, daß es im Wesen der durch Reize vermittelten Geschehnisse vielfach liegt, an mäßigen Störungen der absolut typischen Konfiguration, wie sie in jeder längeren Ontogenesis normalerweise vorkommen müssen, nicht gleich zu scheitern, — der Vertiefung und Erweiterung. Es ist zu vermuten, daß die heilsame Schmiegsamkeit der Reizmechanismen sich nicht nur den normalen Konfigurationsschwankungen gegenüber, sondern manchmal auch dann noch bewähren werde, wenn die gesetzte Störung über die Grenzen des „noch normalen" hinausgeht: wenn die räumlich-zeitlichen Beziehungen der Keimesteile zueinander infolge schwerer innerer Hemmung oder gewaltsamen Eingriffes von außen abnorm geworden sind. Und diese Annahme findet weitgehende Bestätigung.

Schon früher (p. 243) war davon die Rede, daß diejenigen formbildnerischen Effekte, in deren Kausalität chemotaktischer Richtungsreiz eine Rolle spielt, auch unter stark abnormen Bedingungen erreicht werden können. So wandern nach Driesch die durch Schütteln in ganz abnorme Situation gebrachten Mesenchymzellen der Echinidenlarve zur vorgeschriebenen Zeit an die beiden Stellen, von denen der Reizstoff ausgeht. Bei Ascaris wurden gewisse aus der normalen Klüftung zwar unmittelbar resultierende, zu ihrer dauernden Erhaltung jedoch auf aktive Reizmechanismen angewiesene Kontaktverhältnisse, nachdem sie gewaltsam gestört worden waren, sogar durch eigene, der typischen Entwickelung unbekannte Dislokationen hergestellt. Dennoch erschienen uns diese in deskriptiver Hinsicht auffallenden Geschehnisse, sobald wir ihre chemotaktische Natur bedachten, als fast triviale Selbstverständlichkeiten. Ein chemischer Reizstoff wird ganz natürlich auch dann noch programmgemäß wirken, wenn der Abstand der koordinierten Keimesteile kleiner ist, als normal. Und daß er seine Wirkungskraft auch bei abnorm vergrößerter Distanz nicht gleich verlieren werde, ist äußerst wahrscheinlich. — Wir wissen ferner aus früheren Erörterungen (p. 317), daß für die formativen Reize gleiches gilt. Wird z. B. ein hypothetischer gleichzelliger Urdarm durch planmäßige Verschränkung zweier chemischen Reize, die einerseits von seiner Ansatzstelle, andererseits von seinem blinden Ende geliefert werden, befähigt, „in der Mitte seiner Länge" eine ringförmige Einschnürung zu bilden, so tritt der gleiche Effekt in typisch-proportionaler Weise ein, wenn vor der kritischen Zeit die Zahl der Urdarmzellen auf einen Bruchteil des normalen, etwa die Hälfte verringert, vielleicht auch dann, wenn sie aufs doppelte erhöht worden war.

Jetzt aber fügen wir zu dem bereits bekannten etwas neues: die prinzipielle „Schmiegsamkeit" der formativen Reizmechanismen geht unter Umständen noch sehr viel weiter. Behalten wir das erdachte Beispiel der Urdarmgliederung im Auge und stellen uns vor, die Zellen der Mittelzone würden, wenn der verschränkte Doppelreiz sie einmal getroffen hat, auf Lebenszeit und unwiderruflich in die zur Einschnürung führende neue Bahn gedrängt, so ist gewiß, daß eine nachträgliche, gewaltsame Störung der Konfiguration, z. B. eine Verstümmelung des Darmes, auf das formbildnerische Verhalten der eingeschnürten

Zellen ohne jeden Einfluß wäre. Allein diese Vorstellung ist keineswegs die einzig mögliche. Wir könnten ebensogut auch glauben, daß hier die Dauer der formbildnerischen Reaktion von einer fortlaufenden Einwirkung des Reizes abhängig sei; daß also die Zellen der eingeschnürten Zone, falls der Doppelreiz aus irgend einem Grunde plötzlich versagen sollte, ihre differenzielle Selbstgestaltung und Selbstordnung aufgeben, in den neutralen, allgemein-epithelbildenden Zustand zurückverfallen und die begonnene oder gar perfekt gewordene Einschnürung annullieren würden. Nehmen wir jetzt an, von einem so beschaffenen, frisch eingeschnürten Darme schnitte jemand das distale, blindgeschlossene Viertel hinweg: was müßte geschehen? Unter dem Drucke der epithelbildenden Mechanismen gelangte zunächst die Wunde zum Verschluß. Hierauf ginge von dem neuformierten blinden Ende der typische „distale" Reizstoff aus und strömte in regelmäßigem Gefälle dem des „proximalen" Stoffes entgegen. Allein die planmäßig berechnete, formativ wirksame Verschränkung der beiden Reize träte nicht mehr an der Stelle ein, wo der bereits gebildete Schnürring liegt, sondern sie fiele weiter proximalwärts, d. h. in das Gebiet des noch neutralen, konvex gewölbten Zellenmaterials. Hier würde, da alle Blastomere für unseren formativen Reiz empfänglich sind, die Bildung einer neuen Ringfurche eingeleitet. Die Zellen der alten aber befänden sich plötzlich außerhalb der kritischen Sphäre, ihr differenzieller Zustand verschwände, und mit dem Neuerwachen der neutralen Disposition gruppierten sie sich, wie früher, zum glatten, konvexen Epithel. — So wäre durch Umgestaltung und Umordnung der Elemente ein zwar verkleinertes, aber typisch-proportional gegliedertes Abbild des regelrechten Darmes in die Erscheinung getreten, ohne daß irgend ein außeretatmäßiger Faktor mitgewirkt hätte. Und da natürlich die Annahme, daß andere, auf noch viel komplizierteren Formativreizwirkungen beruhende Geschehnisse sich unter abnormen Bedingungen ebenso verhalten, nichts im Wege steht, so öffnet sich hier ein weites Feld von Möglichkeiten, wie scheinbar regulatorische Selbstverbesserungen auf rein normale Mechanismen zurückgeführt, d. h. aus der Liste der wahren Regulationen gestrichen werden könnten.

Aber so heilsam die korrektive Veranlagung der richtenden und formativen Reizvorgänge sich für das Individuum in allen angeführten Fällen erweisen mag: für die Art und ihre Erhaltung stellt sie keinen oder nur einen verschwindend kleinen Vorteil dar. Denken wir zunächst an Ascaris. Was hilft dieser Spezies die Fähigkeit ihrer Furchungsstadien, abnorme Störungen des Zellarrangements selbsttätig auszugleichen? Derartigen Störungen, soweit sie durch mechanischen Eingriff von außen verursacht werden, sind die gewöhnlichen Ascariseier mit ihrer festen, kugelrunden Schale niemals ausgesetzt: ein normaler Ascariskeim, den äußere Gewalt — nach Platzen der Schale — überhaupt erreicht, ist immer total verloren. Und andererseits fällt die geringe Hoffnung, daß eine aus inneren Gründen daran entstandene abnorme Konfigurationsstörung sich hie und da nachträglich rektifizieren könnte, bei einer Spezies, die viele Millionen gesunder Keime dem Untergange opfern muß, ehe sie einen einzigen bis zur Geschlechtsreife durchbringt, nicht ins Gewicht. Daß aber gar die Fähigkeit verschmolzener Ovocyten, eine typisch gebaute Riesenlarve zu bilden, oder die Zwillingsentwickelung doppelbefruchteter Keime oder die cytotaktische Selbstkorrektur der T-Riesen bei der enormen Seltenheit aller dieser Vorkomm-

nisse und ihren mehr als zweifelhaften Chancen für die Zukunft ohne Wert für die Arterhaltung sind, wurde schon früher (p. 292, 294) hervorgehoben. Soweit also die Ascarisontogenese abnormen Bedingungen gegenüber „Schmiegsamkeit" besitzt, ist diese Eigenschaft als wertloses und zufälliges Nebenprodukt der formbildnerischen Ausrüstung gezeitigt, nicht aber ihrer selbst wegen erworben worden. Und wenn es für die Ökonomie der normalen Entwickelung irgend einen Gewinn bedeutete, jene Reizmechanismen, auf denen die Schmiegsamkeit beruht, durch anderweite Formbildungsmittel zu ersetzen, so stände dem der drohende Verlust der Selbstverbesserungsfähigkeit gewiß nicht entgegen.

Nutzlos für die Erhaltung der Art ist auch die Eigenschaft der Echinidenlarve, ihr Mesenchym nach typischer Vorschrift zu gruppieren, selbst wenn die Blastomere zuvor durch „schütteln" in falsche Anfangsstellung gebracht werden; denn in der freien Natur werden diese Larven von niemandem geschüttelt.

Und mit den formativen Reizen verhält es sich oftmals ebenso. Nehmen wir an, die Larve irgend eines Seegeschöpfes bewirke die Gliederung ihres Darmes genau in der schematisch von uns ausgedachten Weise und wäre deshalb befähigt, das fertige Organ, wenn es verstümmelt würde, durch Umgestaltung und Umlagerung der Elemente zu reparieren, so hätte doch die Spezies in ihrem Kampfe ums Dasein keinen Vorteil von dieser Fähigkeit: eine Larve, die durch den Biß eines räuberischen Feindes so schwer beschädigt wird, daß ihr ein Stück vom Darme mit verloren geht, bedarf wohl in den allermeisten Fällen keines Arztes mehr. Günstiger liegen die Dinge, wenn es sich nicht um den Darm oder andere tief im Leibesinnern geborgenen Teile handelt, sondern um irgend ein äußerliches Organ, dessen Beschädigung durch winzige Räuber nicht gleich den Untergang des Individuums zur unmittelbaren Folge hätte. Allein es würde auch hier, wie vorhin bei Ascaris, zu bedenken sein, daß in dem ungeheuren Rechenexempel der Arterhaltung die Rettung einiger jungen Larven kaum eine Rolle spielt. Wo Hunderte von Keimen einer Art auf einmal verschlungen, Millionen an den Strand geworfen, vom Seegang vernichtet, durch eine kalte Strömung getötet werden können, da haben für die Selektion nur solche Verbesserungen Wert, die allen oder doch vielen Keimen nützlich sind; an den Erfolgen einzelner weniger schreitet sie achtlos vorüber.

So sehen wir denn, daß es zahlreiche richtende und formative Reizvorgänge geben kann und geben wird, denen eine starke, nach experimentellem Eingriff sich glänzend offenbarende Fähigkeit der Selbstkorrektur innewohnt, ohne daß Selektion diese Fähigkeit geschaffen hätte, oder Anstand nehmen würde, sie irgend eines anderen Vorteils halber zu beseitigen. Und solche Verhältnisse werden besonders bei jüngsten und jungen Keimen und innerlichen Organen anzutreffen sein.

2.

Auf der anderen Seite ist nun bereits klar geworden, unter welchen Bedingungen die korrektive Veranlagung der Reizmechanismen erheblichen und selektionsfähigen Nutzen stiften könnte. Je mehr mit fortschreitender Entwickelung die Riesenziffer der in die Welt gesetzten Keime sich lichtet, desto stärkeres Interesse nimmt die Spezies an der Erhaltung jedes einzelnen der übrig gebliebenen Individuen; je größer und differenzierter diese

werden, um so mehr wächst in der Regel auch die Möglichkeit geringer, nicht unbedingt tötlicher Verletzungen, deren Reparatur sich lohnt. Und in gewissen Fällen, besonders bei festsitzenden, ungeschützten Tieren kann die Gefahr der Verstümmelung eine derartig chronische und dringende sein, daß die Fähigkeit der Selbstkorrektur geradezu eine Bedingung darstellt für die Erhaltung der Art. Für solche Tiere bedeuten dann die schmiegsamen Reizmechanismen, deren ihre Ontogenesis sich bedient, nicht mehr primitive, der Verbesserung fähige Formbildungsmittel, sondern im Gegenteil einen überaus wertvollen Besitz, den sie auf keinen Fall zugunsten anderer Vorteile (etwa erhöhter Sicherheit des ontogenetischen Normalverlaufs), veräußern würden.

Auch hierfür ein Beispiel. Ich habe früher (p. 321) schematisch dargelegt, wie ein polypenartiges Geschöpf nicht nur die einachsig-heteropole Hauptgliederung seines Leibes, sondern obendrein einen Kranz von regelmäßig geordneten Tentakeln rein mit Hilfe auslösender und hemmender Formativreize hervorzubringen vermöchte. Nehmen wir jetzt an, ein zarter, von einer Menge Feinde bedrohter Hydroidpolyp entwickele sich in der Tat nach solcher Methode, so müßte ihm offenbar die inhärente Selbstverbesserungsfähigkeit seiner formbildenden Mechanismen äußerst nützlich sein. Verlöre das Tierchen einen Tentakel, so wüchse er an der gleichen Stelle nach; würden sie ringsum sämtlich abgenagt, so schlösse sich das verwundete Ektoderm und produzierte neue Tentakel in typischer Verteilung. Und wahrhaft unverwüstlich erschiene ein solcher Polyp, wenn seine Zellensorten ebenso, wie vorhin für die eines hypothetischen Urdarmes angenommen wurde, zur dauernden Betätigung ihres Sonderverhaltens eines kontinuierlich wirkenden Formativreizes bedürften: dann könnte ein solches Geschöpf beliebig zerbissen, verstümmelt, bis auf den Stiel herunter weggefressen werden, es brächte doch durch Umordnung und Umgestaltung der ihm gebliebenen Zellen — falls ihrer nicht gar zu wenige sind — immer wieder ein typisch-proportional geformtes Polypenköpfchen mit Mund und Darm und Tentakelkranz zustande, das sich ernähren und zur normalen Grösse heranwachsen könnte. Nun bestände wohl auch bei diesem Polypen die Aussicht, die Sicherheit und Präzision des ontogenetischen Normalverlaufs zu erhöhen, indem das komplizierte Zusammenspiel der formativen Reize abgeschafft und die ganze Verantwortung einer äquivalenten, durch erbungleiche Klüftung zu zerlegenden Differenzierung des Eies übertragen würde. Allein so sehr ein solcher Methodenwechsel sich anderwärts gewiß empfiehlt: bei unserem Polypen könnte er in anbetracht der Häufigkeit abnormer Störungen und des entscheidenden Wertes einer Selbstverbesserungsmöglichkeit nur der verderblichste Rückschritt sein. — Ich halte für recht wahrscheinlich, daß Zweckmäßigkeitsgründe dieser Art in vielen Fällen, besonders bei stark gefährdeten Organen älterer Tiere, den Übergang vom Reizmechanismus zur völlig autonomen Bildungsweise hintangehalten haben, obwohl eine solche Umwandlung möglich und unter normalen Bedingungen nützlich war.

Aber noch mehr. Es konnte im Wandel der Erdgeschichte sich öfter ereignen, daß eine Spezies neuerdings in Lebensverhältnisse geriet, die eine intensivere Gefahr abnormer Störung in sich schlossen, als sie bis dahin bestanden hatte. Das Bedürfnis nach Korrektionsfähigkeit, das vordem keine Rolle spielte, wird nunmehr dringend. Und während der Organismus in der verflossenen Periode verhältnismäßiger Sicherheit seine Formbil-

dung vielleicht größtenteils stereotypiert, auf Selbstdifferenzierung gegründet hatte, liegt für die Zukunft sein Heil in der neuerlichen Einführung richtender und formativer Reize. Warum sollte ein solches Geschöpf den scheinbar rückwärts, in Wahrheit aber doch vorwärts führenden Weg nicht beschreiten können?

Nehmen wir z. B. an, ein Hydroidpolyp, dessen Köpfchen und Stiel durch feste Peridermgebilde geschützt worden waren, hätte die Mechanismen zur ontogenetischen Herstellung dieser kaum gefährdeten Teile insofern straffer gestaltet, als zwar das differenzielle Verhalten der einzelnen Zellensorten noch immer durch formative Reize bestimmt, aber nicht dauernd von ihnen beherrscht, sondern durch einmalige Wirkung unwiderruflich festgelegt würde; womit natürlich die Fähigkeit, schon fertig differenzierte Zellen durch Umformung und Umlagerung anderweit zu verwenden, beseitigt war. Und diesem Polypen erwüchse neuerdings ein Feind, der Kraft genug besäße, die Köpfchen trotz ihrer Peridermgehäuse anzufressen, und nun durch massenhafte, irreparable Verstümmelungen den Fortbestand der Art bedrohte. Dann würde die um ihr Dasein kämpfende Spezies die Wirkungsdauer der formativen Reize — falls dies erreichbar war — neuerdings verkürzt und so den Zellen die Möglichkeit, in den neutralen Zustand zurückzukehren, wieder eröffnet haben. — Ebensogut konnten wohl auch Vorgänge total stereotypierter, vom Ei aus geregelter Selbstdifferenzierung durch Selektion in schmiegsame Reizgeschehnisse zurückverwandelt werden.

Nun ist gewiß, daß zwischen Selbstkorrekturen der beiden hier genannten Arten einerseits und den vorhin besprochenen andrerseits in stammesgeschichtlicher Hinsicht ein sehr bedeutender Unterschied bestände. Früher war die korrektive Befähigung, soweit sie überhaupt in freier Natur gelegentlich zur Geltung kam, ein zufälliger und obendrein für die Spezies gleichgiltiger Fund. Jetzt aber handelt es sich zum ersten Male um Eigenschaften, die als nützlich oder notwendig der Selektion unterlegen haben, um ihrer selbst willen bewahrt oder neu eingeführt worden sind. — Nichtsdestoweniger wären die korrektiven Geschehnisse dieser zweiten Art, vom Standpunkte der ontogenetischen Physiologie betrachtet, den früheren völlig gleich: sie würden, wie jene, ausschließlich durch Mechanismen der normalen Entwickelung zuwege gebracht.

3.

Ein kurzer aber bedeutungsvoller Schritt führt uns — und führte vielleicht in der Stammesgeschichte — von hier aus zu Selbstverbesserungsvorgängen einer prinzipiell neuen Kategorie: zu Vorgängen, die nicht nur deskriptiv, wie die früheren, aus dem Rahmen des normalen Programms herausfallen, sondern auch physiologisch selbständig sind.

Bei der Behandlung unseres letzten Beispieles wurde vorausgesetzt, daß die zur Korrektur benötigte Rückverwandlung differenzierter Zellen in den „neutralen Zustand" durch einfaches Aufhören eines aus Reiz und Reaktion bestehenden Formbildungsvorganges bedingt werde; wie eine elektrische Klingel zu läuten aufhört, sobald man den Strom unterbricht: dann stellte natürlich die Neutralisation keine besondere, durch eigene Mechanismen bewirkte Leistung dar. Allein diese Auffassung vom Wesen der formativen Reizprozesse und ihrer Beendigung war keineswegs denknotwendig. Apriori spricht eben so viel

für die andere Möglichkeit, daß jede Zurückversetzung einer Zelle in früheren, von ihr selbst oder ihrer ontogenetischen Vorfahrenreihe durchlaufenen Zustand ein kompliziertes, aktives und physiologisch selbständiges Geschehnis sei. Trifft diese letztere Vermutung zu, so gewänne das Beispiel des zerbissenen Polypen ein sehr verändertes Gesicht: die neu erworbene Fähigkeit seiner Haut- und Darmzellen, in den neutralen Zustand des Blastoderms zurückzukehren, beruhte jetzt auf dem Vorhandensein eines besonderen Neutralisationsmechanismus, der durch das regelwidrige Aufhören formativer Wechselwirkungen als adaequaten Reiz in Gang gesetzt, bei normalem Ablaufe jedoch durchaus nicht verwendet würde. Und dieser besondere Mechanismus wäre eigens der Selbstverbesserungsmöglichkeit zuliebe geschaffen worden.

Was aber in den einfachen Verhältnissen der Polypenentwickelung zum mindesten erlaubte Hypothese ist, wird komplizierteren Aufgaben gegenüber, wie sie das Korrektionsbedürfnis höherer Geschöpfe mit sich bringt, zur unabweislichen Forderung. Bisher handelte es sich um die Notwendigkeit, das letzte Glied einer genealogischen Zellenreihe alle vorausgegangenen Erlebnisse und Stimmungen „vergessen" zu lassen, wie ein gereizter *Stentor* die seinigen vergißt, und so den physiologischen Anfangszustand wieder heraufzuführen. Bei höheren Formen aber soll zu allermeist die Stimmung und Reaktionsfähigkeit einer einzelnen Zwischenstufe wachgerufen werden, damit die korrektive Formbildung eben an jener Stufe, nicht aber am Anfang des ontogenetischen Pensums beginnt. Derartig spezialisierte Rückverwandlung stellt wohl unter allen Umständen eine schwierige, komplizierte, auf eigene Mechanismen angewiesene Leistung dar. Und es hindert uns nichts, zu glauben, daß Zuchtwahl solche Mechanismen, wo es nötig war, beschaffen konnte.

Es gab aber außerhalb des Gebietes der stufenweise regulierten Rückverwandlung noch andere Gelegenheit, die Selbstkorrektur gefährdeter Tiere durch Schaffung eigener Mechanismen zu einer wichtigen, höchst leistungsfähigen und dennoch ökonomischen Teilfunktion ihrer formbildnerischen Gesamtleistung auszugestalten; und zwar sowohl in der Reiz- als in der Reaktionssphäre.

Die primitive Methode, das bloße Aufhören normaler Wechselwirkungen als adäquaten Reiz zur Auslösung des Korrektionsvorganges zu verwenden, reichte wohl bei komplizierteren Bauverhältnissen nicht immer aus. Auch haftete dem Verfahren der Nachteil an, daß es den Organismus zwang, in der normalen Entwickelung kontinuierlich wirkende formative Reizvorgänge beizubehalten oder einzuführen. Hier war jedoch Abhilfe nicht schwer: der mit der Verstümmelung verbundene Choc an sich, oder irgend ein besonderer, aus der abnormen Konfiguration resultierenden Zustand konnte künftighin als Reiz in Gebrauch genommen werden. War das erreicht, so lag einer unbeschränkten Vervollkommnung der normal-formbildenden Mechanismen nichts mehr im Wege. Selbst wenn die Spezies auf formative Reize völlig verzichtete, das korrektionsbedürftige Organ durch reine, vom Ei her festgelegte Selbstdifferenzierung hervorbrächte, so stände doch die Möglichkeit, daneben noch einen Mechanismus zu erwerben, der auf den Reiz der Verstümmelung hin die differenzierten Zellen in einen „früheren" Zustand zurückführte und dann durch Aktivierung neuer Differenzierungsgründe das verstümmelte Organ wieder aufbaute, unvermindert frei.

Auf der anderen Seite konnte es unzweckmäßig oder unmöglich sein, verloren gegangene Teile genau in der Technik der typischen Ontogenesis nachzuliefern. Dann wurden zu diesem Behufe besondere, von den normalerweise verwendeten abweichende Formbildungsmechanismen in das Instrumentarium der Spezies eingestellt: neu erfundene Reize lösten eigenartige Reaktionen aus, oder speziell für diesen Fall präformierte Sondersubstanzen wurden zu erbungleicher Zerlegung angeregt und brachten auf irgend einem zweckdienlichen Umwege das fehlende zustande; vielleicht auch nur etwas ähnliches; eventuell sogar, wenn darin ein Vorteil lag, etwas ganz anderes. Handelt es sich z. B. um möglichst beschleunigte Reparatur eines zur Hälfte weggebissenen *Triton*auges, so wäre eine getreue Wiederholung der typisch-ontogenetischen Entstehungsweise, besonders die formative Auslösung der Linse beim ektodermalen Epithel, wohl kaum ökonomisch. Grund genug — wie Weismann zeigte — für die Selektion, den Mechanismus der berühmten, im Experiment so verblüffend zielstrebig scheinenden Linsenbildung vom Irisrande aus hervorzubringen.

4.

Wir fassen zusammen. Wenn irgend eine Tierform abnorme Störungen der Konfiguration im Sinne des typischen Entwickelungsprogramms zum Ausgleich bringt, so kann dies ein dreifach verschiedenes Geschehen sein. Entweder ist die Selbstverbesserung ein zufälliges und für die Erhaltung der Art bedeutungsloses Nebenresultat normaler Formbildungsmittel; oder sie ist im Kampfe ums Dasein zwar von Wert, hat auch in der Geschichte der Spezies eine mitbestimmende Rolle gespielt, wird aber dennoch rein durch solche Mechanismen vollzogen, die auch in der normalen Entwickelung beschäftigt sind; oder endlich, der Organismus bedient sich besonderer, um ihrer selbst willen geschaffener Korrektionsmechanismen.

Wer aber Kategorien aufstellt oder anderweitig umgrenzt, dem fällt die Verpflichtung zu, auch ihre künftige Benennung in den Kreis der Erörterung herein zu ziehen.

In früheren Zeiten nannte man alle die Fälle, in denen ein Organismus abnorme Störungen seines Baues durch außernormal-formbildnerische Vorgänge verbesserte, unterschiedslos „Regeneration". Wobei als selbstverständlich galt, daß solche Geschehnisse nicht nur in deskriptiver Hinsicht programmwidrig seien, sondern auch ihre eigene, des nützlichen Zweckes wegen vorhandene Kausalität besäßen. Als aber später Fälle bekannt wurden, in denen die Formverbesserung nicht eigentlich durch Neuentstehung von Zellmaterial, sondern zum teil oder gar ausschließlich durch Umordnung und Umgestaltung des übrig gebliebenen vor sich ging, da schien die Bezeichnung Regeneration ihrem Wortsinne nach zu eng. Nur wenige Forscher (Weismann, Morgan) behielten den alten Namen in nunmehr erweitertem Sinne bei. Die Mehrzahl aber wählte einen umfassenderen Terminus: „Regulation" oder „Selbstregulation".

Nun war zu jener Zeit „Regulation" und „regulieren" dem wissenschaftlichen Sprachgebrauche ebensowenig fremd, als dem vulgären. Man redete von Selbstregulation einer Maschine, wenn das harmonische Ineinandergreifen ihrer Teile gleichmäßigen Gang bewirkte. Das Pendel reguliert den Gang der Uhr, das Ventil denjenigen der Dampfmaschine.

In offenbarer Anlehnung hieran haben die Biologen den gleichen Ausdruck in der Physiologie der Erhaltungsfunktionen von jeher angewandt: Regulation des Blutdruckes, der Körperwärme sind und waren jedem geläufig. Ja, auch in der normalen Formbildungsphysiologie, bei Tieren sowohl, als bei Pflanzen, sprach man in solchem Sinne von Regulation. Zum Beispiel nannte Roux (1881 p. 321) den Bildungsmechanismus der Blutgefäße, der bei aller individuellen Verschiedenheit gewisse wertvolle Details der Ausführung immer wieder typisch zur Geltung bringt, mit Recht regulatorisch. Allen diesen Geschehnissen, biologischen wie maschinellen, ist ja das eine gemeinsam, daß ein bestimmter, typischer Effekt trotz schwankender Einzelfaktoren oder Bedingungen gewährleistet wird. Dabei stellt die Selbstregulation kein zufälliges, sondern immer ein „berechnetes", vom Menschen oder der zweckmäßig schaffenden Natur durch separate Maßnahmen herbeigeführtes Geschehen dar.

Insofern lag der Ausdehnung des durch Sprachgebrauch definierten Regulationsbegriffs auf das gesamte Gebiet der außernormalen Formverbesserungen, wie man sie damals ansah, nichts im Wege. Aber natürlich hörte diese Erlaubnis auf, sobald sich zeigte, daß es außernormale Formverbesserungen giebt, denen das Merkmal des „ad hoc Berechnetseins" fehlt. Wenn ein typisch-formbildnerischer Effekt sich unter abnormen Bedingungen nur darum wiederholt, weil der betreffende normale Apparat eben auch unter diesen Bedingungen zufälligerweise noch wirksam bleibt, so hat ein solches Geschehen mit einer „Selbstregulation" des Organismus nichts zu tun. Man müßte denn den alten Regulationsbegriff zu einem deskriptiven Sammelnamen für die verschiedenartigsten Dinge degradieren; was weder historisch berechtigt, noch praktisch wäre. Also sind, wie ich schon oft betonte (p. 243, 302, 328), die Vorkommnisse unserer ersten Kategorie, z. B. die Selbstverbesserungen abnormer Ascariskeime, die typische Ordnung des geschüttelten Echinidenmesenchyms, die proportionale Gliederung verkleinerter Larvendärme, keine Regulationen. Und da sie, physiologisch angesehen, von minimalem Interesse, zumeist sogar selbstverständlich sind, so erübrigt sich auch die Schöpfung eines neuen, eigenen Namens für diese ganze Kategorie.

Dagegen nennen wir außernormale Formverbesserungen, deren bewirkender Mechanismus in irgend einer Weise auf den Ausgleich von Störungen zugeschnitten, z. B. eigens ihm zuliebe geschaffen worden ist, mit Fug und Recht regulatorisch: also vor allem die Vorgänge unserer dritten Kategorie; ferner auch — und hierin möchte ich einen früheren Satz (p. 244) modifizieren — diejenigen der zweiten.

Darüber hinaus aber bedarf die dritte, durch außeretatmäßige Korrektionsmechanismen bewirkte Kategorie unzweifelhaft eines eigenen Terminus, der sie den sämtlichen, deskriptiv normalen oder abnormen Vorgängen, die mit normalen Mitteln vollzogen werden, scharf gegenüberstellt. „Regeneration" ist hierfür nicht geeignet; mit diesem Namen sollten die mit Neuentstehung von Material verbundenen Formverbesserungen ohne Rücksicht auf die Art ihrer Kausalität bezeichnet werden: darunter befinden sich vielleicht Vorgänge der ersten, zweiten und dritten Kategorie. Der von Driesch für alle gestaltlichen Korrekturen gebrauchte Ausdruck „Restitution" ist ebenfalls deskriptiv und schließt unsere kausalen Gruppen sämtlich ein. Vielleicht entscheidet man sich für den neuen Namen „Rektifikation".

5.

Als eigentliches Ergebnis der letzten Untersuchung, ja als die nützlichste Frucht des ganzen, jetzt abgeschlossenen Werkes aber betrachte ich folgendes.

Indem wir dreierlei verschiedene Arten der morphologischen Selbstverbesserungsmöglichkeit ihrem Wesen und ihrer stammesgeschichtlichen Herkunft nach begreifen lernten, erwuchs uns die Einsicht, daß alle in diesen drei Kategorien enthaltenen Geschehnisse einer Zurückführung auf mechanistisch-physiologische Gründe prinzipiell zugänglich sind.

Nur eine Sorte von „Regulationsvorgängen" hätte einer mechanistischen Deutung widerstrebt: wenn es Fälle der Selbstverbesserung gäbe, die nicht auf das Wirken der normalen Formbildungsmittel bezogen werden, aber auch nicht — da in der freien Natur ohne Wert — durch Zuchtwahl geschaffen sein können; — es wäre diejenige Form der „Regulation", die im vermeintlichen Beweismaterial der Teleologen und Vitalisten eine so große Rolle spielt.

Aber wir haben durchaus keine Veranlassung, die Existenz einer solchen vierten Kategorie zuzugeben. Nach unserer bisherigen Erfahrung spricht eine große, in Ansehung der ökonomischen Wertverhältnisse sogar überwältigend große Wahrscheinlichkeit dafür, daß alle Geschehnisse, die man jener vierten Gruppe zugerechnet hat oder etwa künftig in sie einrangieren möchte, bei tieferer Einsicht dennoch in unseren drei mechanistisch begreifbaren Kategorien unterzubringen sind. Besonders für die dritte und die erste Kategorie dürfte starker Zuwachs sicher sein. Einerseits hat Weismann (1899) an mehreren Beispielen gezeigt, wie sehr man sich bedenken sollte, regenerativen Prozessen, deren Nutzen für die Arterhaltung nicht gleich in die Augen springt, die Selektionsfähigkeit abzusprechen. Gelang ihm doch sogar der Beweis, daß einer der allerverdächtigsten Fälle, die Linsenregeneration vom Irisrande, eine Zurückführung auf Selektionsvorgänge ganz wohl erlaubt; nachdem schon Fischel den teleologischen Glorienschein dieses Geschehnisses vernichtet hatte. Und andrerseits: wenn über die absolute Nutzlosigkeit einer zweifelhaften Formverbesserung nicht zu streiten ist, dann handelt es sich wohl allemal um sichtbar gewordene oder sonstwie deskriptiv veränderte Wirkung normaler Mechanismen, d. h. um einen Vorgang unserer ersten Kategorie. Und diese Gruppe halte ich für überaus aufnahmefähig.

Die Möglichkeit, viel seltsame und unbegriffene, nach künstlichen Experimenten aufgetretene Entwicklungsgeschehnisse bis zum Beweis des Gegenteils als einfache Wirkungen normaler Faktoren hinzustellen und so der ihnen zugeschriebenen vitalistischen Beweiskraft zu entkleiden, verdanken wir einem anderen Resultate dieser meiner Schrift: der Überzeugung, daß die normal-formbildnerischen Leistungen der Einzelzellen höchst komplizierte sind. Sowohl in reaktiver Hinsicht, als ganz besonders auch in der Sphäre der Reizaufnahmen kommen sie freilebenden Protozoen — so dürfen wir glauben — nahe oder gleich.

Die feste Basis aber, von der aus wir den Weg zu solcher Anschauung fanden und zu gehen wagten, war der sichere Nachweis einer verhältnismäßig geringeren, aber immerhin gewaltig hohen Komplikation der cellulären Formbildung bei Ascaris.

Literaturnachweis.

E. van Beneden et A. Neyt. 1887. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Communication préliminaire. Bruxelles.

G. Berthold. 1886. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.

Th. Boveri. 1888. Zellenstudien. Heft II. Jena.

1899. Die Entwickelung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift für Kupffer.

1900. Zellenstudien. Heft IV. Jena.

1903. Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkernes. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg.

1904a. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.

1904b. Protoplasmadifferenzierung als auslösender Faktor für Kernverschiedenheit. Sitzungsber. Phys.-med. Ges. Würzburg.

Th. Boveri und N. M. Stevens. 1904. Über die Entwickelung dispermer Ascariseier Zool. Anz. Bd. 27.

G. Born. 1894. Die künstliche Vereinigung lebender Teilstücke von Amphibienlarven. Ber. Schles. Ges. f. Kultur, med. Sekt.

1895. Über die Ergebnisse der mit Amphibienlarven angestellten Verwachsungsversuche. Verh. Anat. Ges. Basel.

1897. Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. A. Entw.-Mech. Bd. 4.

O. Bütschli. 1892. Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.

H. v. Buttel-Reepen. 1900. Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig.

1903. Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, sowie Beiträge zur Lebensweise der solitären und sozialen Bienen. Leipzig.

L. Chabry. 1887. Contribution à l'embryologie normale et tératologique des ascidies simples. Thèses présentées à la Faculté des Sciences de Paris.

C. M. Child. 1897. The maturation and fertilisation of the egg of *Arenicola marina*. Transactions New York Acad. Sc. Vol. XVI.

E. G. Conklin. 1897. The embryology of *Crepidula*. Journ. Morphol. Vol. XII.

H. Driesch. 1894. Analytische Theorie der organischen Entwicklung Leipzig.

1896a. Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. A. Entw.-Mech. Bd. 4.

1896b. Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von *Echinus microtuberculatus*. A. Entw.-Mech. Bd. 3.

1898. Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. A. Entw.-Mech. Bd. 6.

1899. Resultate und Probleme der Entwickelungsphysiologie der Tiere. Erg. Anat. u. Entwgesch. Merkel-Bonnet. Bd. 8.

1902. Neue Antworten und neue Fragen. Erg. Anat. u. Entwgesch. Merkel-Bonnet Bd. 11.

1905. Zur Cytologie parthenogenetischer Larven von *Strongylocentrotus*. A. Entw.-Mech. Bd. 19.

R. v. Erlanger. 1897. Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasma, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. Arch. Mikr. Anat. Bd. 49.

J. Gerassimow. 1901. Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Bull. Soc. Naturalistes Moscou.
1902. Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von ihrer Kernmasse. Z. Allg. Physiol. Bd. 1.
1904. Zur Physiologie der Zelle. Bull. Soc. Naturalistes Moscou.

R. Goldschmidt. 1903. Histologische Untersuchungen an Nematoden. I. Die Sinnesorgane von *Ascaris lumbricoides* L. und *Ascaris megalocephala* Cloqu. Zool. Jahrb. Bd. 18. Anat.
1904. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Bd. 21. Anat.
1905. Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwickelung des *Zoogonus mirus* Lss. Zool. Jahrb. Bd. 21. Anat.

A. Gurwitsch. 1904. Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.

J. A. Hammar. 1897. Über eine allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren. A. Mikr. Anat. Bd. 49.

M. Hartog. 1888. On Adelphotaxy, an undescribed form of irritability. Brit. ass. advance sc.
1895. On the cytology of the vegetative and reproductive organs of the *Saprolegniaceae*. Tr. Irish Acad. XXX.

M. Heidenhain. 1894. Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellprotoplasma. A. Mikr. Anat. Bd. 43.

V. Herla. 1894. Étude des variations de la mitose chez l'Ascaride mégalocephale. Extrait Archives de Biologie, Tome XIII.

A. Herlitzka. 1897. Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di uova di tritoni. A. Entw.-Mech. Bd. 4.

R. Hertwig. 1903a. Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23.
1903b. Über das Wechselverhältnis von Kern- und Protoplasma. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München.

H. S. Jennings. 1904. Contribution to the study of the behavior of lower organisms. Carnegie Inst. of Washington. Nr. 16.

E. Joest. 1897. Transplantationsversuche an Lumbriciden A. Entw.-Mech. Bd. 5.

N. K. Koltzoff. 1903. Über formbestimmende elastische Gebilde in Zellen. Biol. Centralbl. Bd. 23.

E. Korschelt und K. Heider. 1902. Lehrbuch der Vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Jena.

J. Loeb. 1899. Einleitung in die Vergleichende Gehirnphysiologie und Vergleichende Physiologie. Leipzig.

A. Looss. 1896. Über den Bau des Oesophagus bei einigen Ascariden. Centralbl. Bakteriol. Parasitenk. Bd. 19.

O. Maas. 1905. Experimentelle Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Medusen. Z. wiss. Zool. Bd. 82.

T. H. Morgan. 1895. Studies of the partial larvae of *Sphaerechinus*. A. Entw.-Mech. Bd. 2.

H. Müller. 1903. Beitrag zur Embryonalentwickelung der *Ascaris megalocephala*. Zoologica, Bd. 17.

M. Nussbaum. 1902. Über Kern- und Zellteilung. A. Mikr. Anat. Bd. 59.

W. Pfeffer. 1904. Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Zweiter Bd.

O. Rabes. 1901. Über Transplantationsversuche an Lumbriciden. Biol. Centralbl. Bd. 21.

C. Rabl. 1899. Über den Bau und die Entwickelung der Linse. III. Z. wiss. Zool. Bd. 47.
1906. Über »organbildende Substanzen« und ihre Bedeutung für die Vererbung. Leipzig.

L. Rhumbler. 1898. Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Bewegung, Nahrungsaufnahme, Defäkation, Vakuolen-Pulsation, Gehäusebau bei lobosen Rhizopoden. A. Entw.-Mech. Bd. 7.
1899. do. III. Mechanik der Pigmentzusammenhäufungen in den Embryonalzellen der Amphibieneier. A. Entw.-Mech. Bd. 9.
1905. Zur Theorie der Oberflächenkräfte der Amoeben. Z. wiss. Zool. Bd. 83.

W. Roux. 1881. Der züchtende Kampf der Teile. (Ges. Abh. Leipzig 1895 Nr. 4.)
1885. Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. I. Zur Orientierung über einige Probleme der embryonalen Entwickelung. Z. f. Biologie Bd. 21. (Ges. Abh. Nr. 18.)
1888. do. V. Über die künstliche Hervorbringung »halber« Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen, sowie über die Nachentwickelung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchows Archiv Bd. 114. (Ges. Abh. Nr. 22.)
1894. Über den Cytotropismus der Furchungszellen. A. Entw.-Mech. Bd. 1. (1. und 2. Heft.)
1896a. Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich »berührender« Furchungszellen des Frosches durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. A. Entw.-Mech. Bd. 3.
1896b. Über die Bedeutung »geringer« Verschiedenheiten der relativen Größe der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas nebst Erörterung über die nächsten Ursachen der Anordnung und Gestalt der ersten Furchungszellen. A. Entw.-Mech. Bd. 4.
1899. Homotropismus und Allotropismus, Homophilie, Allophilie und ihre Unterarten. A. Entw.-Mech. Bd. 8.
J. Sachs. 1893. Physiologische Notizen VI. Flora.
L. Sala. 1896. Experimentelle Untersuchungen an *Ascaris megalocephala*. A. Mikr. Anat. Bd. 44.
C. Sauvageau. 1895. Note sur l'*Ectocarpus tomentosus* Lyngbye. Journal de Botanique. Tome IX.
R. Semon. 1904. Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig.
O. zur Strassen. 1895. Entwickelungsmechanische Beobachtungen an *Ascaris*. Verh. Zool. Ges. Straßburg.
1896a. Embryonalentwickelung der *Ascaris megalocephala*. A. Entw.-Mech. Bd. 3.
1896b. Riesenembryonen bei *Ascaris*. Biol. Centralbl. Bd. 16.
1898a. Über das Wesen der tierischen Formbildung. Verh. Zool. Ges. Heidelberg.
1898b. Über die Riesenbildung bei Ascariseiern A. Entw.-Mech. Bd. 7.
1901. Über die Lage der Centrosomen in ruhenden Zellen. A. Entw.-Mech. Bd. 12.
1903. Über die Mechanik der Epithelbildung. Verh. Zool. Ges. Würzburg.
A. Weismann. 1892. Das Keimplasma. Jena.
1899. Tatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration. Jena.
1902. Vorträge über Descendenztheorie. Jena.
E. B. Wilson. 1903. Experiments on cleavage and localisation in the Nemertine-egg. A. Entw.-Mech. Bd. 16.
1904. Experimental studies on germinal localisation. I. The germ-regions in the egg of *Dentalium*. Journ. Exp. Zool. Bd. 1.
R. Woltereck. 1904. Beiträge zur praktischen Analyse der *Polygordius*-Entwickelung nach dem »Nordsee«- und dem »Mittelmeertypus«. A. Entw.-Mech. Bd. 18.
N. Yatsu. 1904. Experiments on the development of egg-fragments in *Cerebratulus*. Biol. Bull. 6.
A. Zimmermann. 1893. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. I. Bd. Tübingen.
R. Zoja. 1896. Untersuchungen über die Entwickelung der *Ascaris megalocephala*. A. Mikr. Anat. Bd. 47.

Inhaltsverzeichnis.

Allgemeiner Teil.

Tafel I.

Entwickelung eines T-Riesen vom ersten Typus.

Fig. 1—11 nach dem Leben; die Farben in Fig. 1 bis 8 sind nach Boveri (1899) schematisch eingetragen. Von der Schale ist nur der innere Kontur gezeichnet, Richtungskörper weggelassen.

Fig. 1. *Zweiter Tag* nach Eintritt der ersten Teilung. Von rechts gesehen. Der Embryo besteht aus 2 Zellen des primären Ektoderms A und B (gelb), der Urzelle des Schlundes, Mesoderms und Darmes EMSt (blau) und der Keimbahnzelle P 2 (weiss). Der von EMSt und P2 gebildete T-Stamm ist kaudalwärts geneigt, beide Blastomere stark gestreckt.

Fig. 2. *Dritter Tag.* Von rechts. Das primäre Ektoderm hat sich geteilt in a und α, b und β. EMSt zur Teilung abgerundet. P 2 hat sich geteilt in die Keimbahnzelle P3 und die Schwanzzelle C (rot). P 3 ist gestreckt und kaudalwärts eingekrümmt.

Fig. 3. Von rechts. Die Ektodermzellen plattgedrückt. EMSt ist geteilt in die Urzelle des Schlundes und Mesoderms MSt (dunkelblau) und die Urdarmzelle E (hellblau).

Fig. 4. *Vierter Tag.* Von rechts. Die Ektodermzellen haben sich verschoben und abgerundet. Die Schwanzzelle ist in Berührung mit der Urdarmzelle getreten.

Fig. 5. Von rechts. Ektoderm in Teilung. P3 hat sich transversal geteilt in die Urgeschlechtszelle P4 (weiss) und die Bauchzelle D (braun). Die Schwanzzelle befindet sich in medialer Teilung.

Fig. 6. Von der Kaudalseite gesehen. Ektoderm 8zellig. Die Schwanzzelle ist geteilt in γ und c.

Fig. 7. Schräg von der Vorderseite. Die Urdarmzelle in transversaler Teilung, EMSt (dunkelblau) teilt sich in einer dazu senkrechten Richtung.

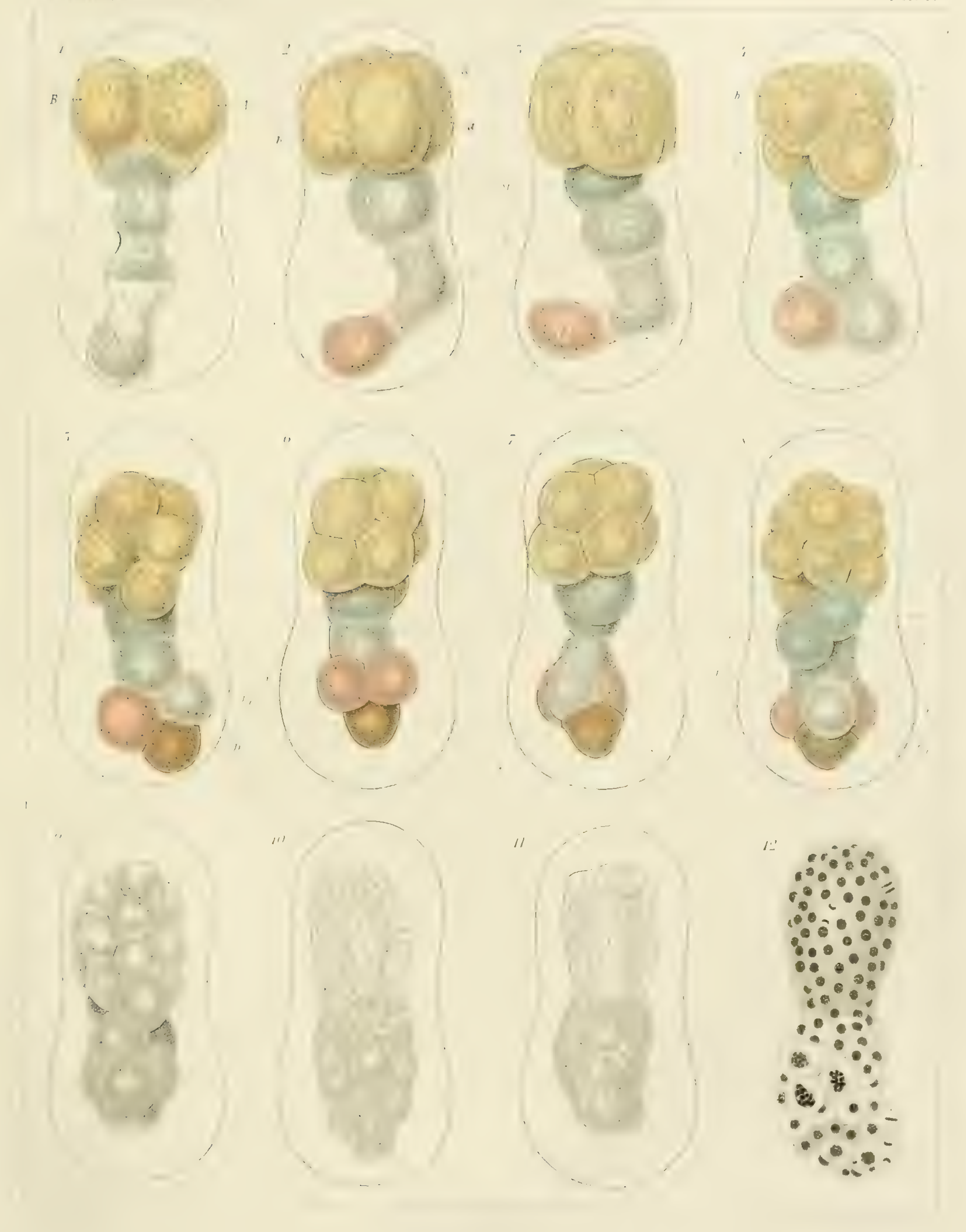
Fig. 8. *Fünfter Tag.* Von der Vorderseite. Ektoderm in Teilung. Die Zellen EI, EII, P4, D, c und γ sind regelmässig-rechtwinkelig aneinander gefügt. Die Abkömmlinge von MSt: $\mu\sigma\tau$ und mst haben sich nach ihrer Entstehung schräg verschoben.

Fig. 9. Das primäre Ektoderm umschliesst eine „Furchungshöhle".

Fig. 10. *Sechster Tag.* Die helle Ektodermmasse ist epithelial geordnet und gegen die kompakte dotterhaltige Ventralgruppe deutlich abgesetzt.

Fig. 11. *Achter Tag.* Verkrümmung innerhalb der ventralen Abteilung.

Fig. 12. Etwas stärker vergrössert. Mit Alkohol-Essigsäure konserviert und in Säure-Karmin gefärbt. Glyzerinpräparat.



Tafel II.

Fig. 13, 15, 17 und 18 T-Riesen des ersten Typus, nach konservierten und gefärbten Präparaten; ohne Schale und Richtungskörper. — Fig. 14, 16, 19 sind Ideal-Schemata, die veranschaulichen sollen, wie jeder T-Riese durch Umlagerung seiner Blastomere im Sinne der typischen Vorschrift in einen vollkommen normalen Embryo verwandelt werden könnte.

Fig. 13. T-Riese von 7 Blastomeren, die unterste in Teilung.

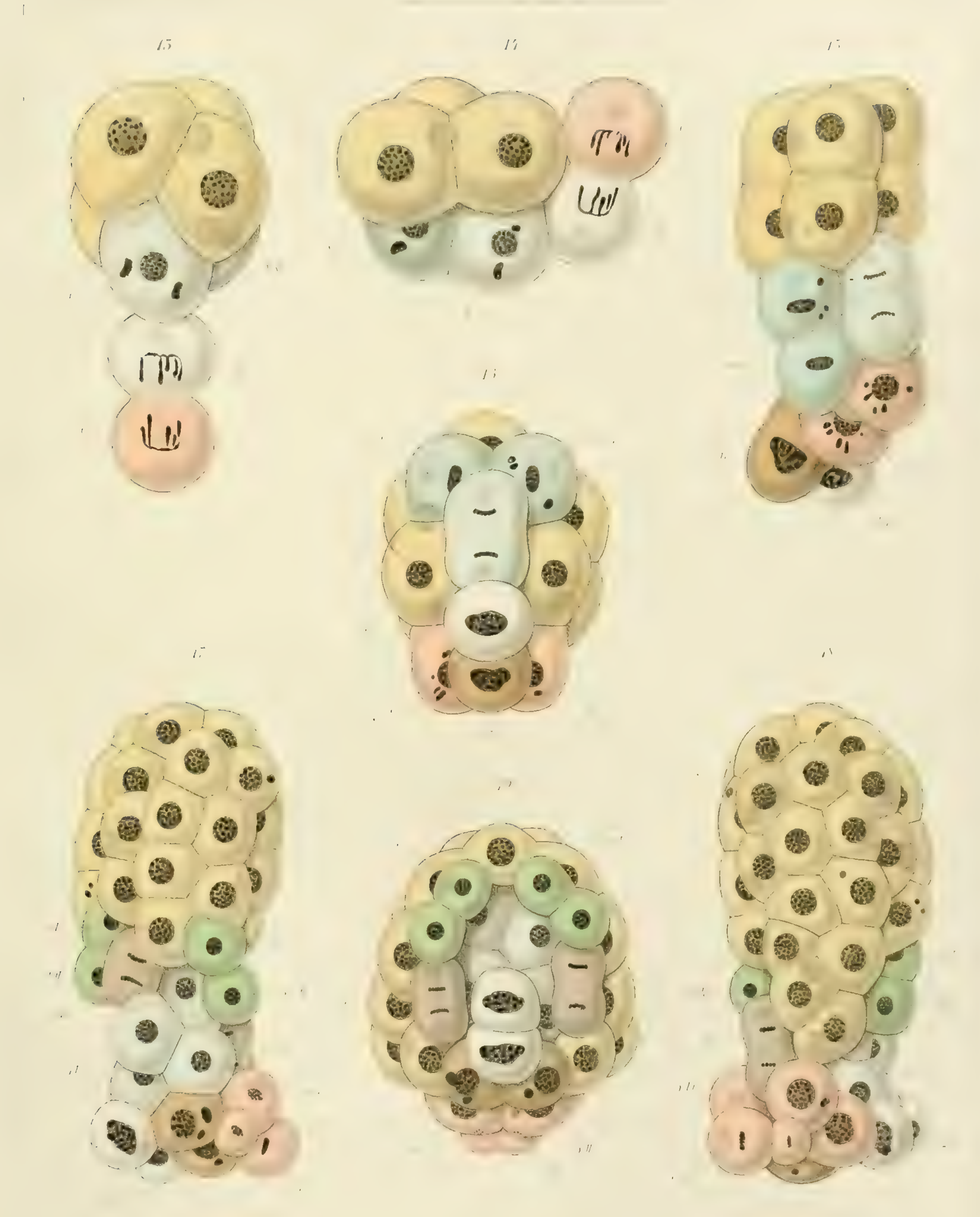
Fig. 14. Die gleichen Zellen in typischer Anordnung.

Fig. 15. T-Riese von 15 Blastomeren.

Fig. 16. Derselbe in typischer Anordnung.

Fig. 17 und 18. T-Riese von 52 Blastomeren, in zwei um 180° gegeneinander verdrehten Ansichten.

Fig. 19. Derselbe in typischer Anordnung.



Tafel III.

Entwickelung eines T-Riesen vom zweiten Typus.

Nach dem Leben. Die Farben sind nach Boveri schematisch eingetragen. Von der Schale nur die innere Begrenzung gezeichnet. Ohne Richtungskörper.

Fig. 20. *Zweiter Tag* nach Eintritt der ersten Teilung. Von links gesehen Vierzellig-T-förmiges Stadium. Die Zelle P2 schwach nach der Kaudalseite geneigt. EMSt und P2 sind gestreckt und lassen eine scharfe Sonderung in dotterhaltige und dotterfreie Bezirke erkennen.

Fig. 21. Gegenseitige Schiefstellung der Zellenpaare A—B und EMSt—P2 auf ihrem Höhepunkte. EMSt (blau) ist nach links vorn buckelartig vorgewölbt.

Fig. 22. Ruhestadium in T-Form. EMSt ist zwar gerundet, trägt aber noch die Vorwölbung nach links vorn. P2 (weiss) zeigt entsprechend ein wenig nach rechts hinten.

Fig. 23. Alle Kerne deutlich. Vorübergehende Formveränderungen von EMSt und P2.

Fig. 24. Beginn neuer Mitosen.

Fig. 25. Die Ektodermzellen A und B (gelb) haben sich in der Medianebene geteilt; es sind entstanden α und β links, a und b rechts.

Fig. 26. Die Ektodermzellen verschieben sich zum Rhombus, die rechts gelegenen mehr kaudalwärts.

Fig. 27. EMSt hat sich so geteilt, dass die Spindel ungefähr horizontal lag und von links vorn nach rechts hinten zeigte; es sind entstanden die Urzelle des Schlund-Mesoderms MSt (dunkelblau) und die Urdarmzelle E (hellblau). P2 ist geteilt in die Keimbahnzelle P3 (weiss) und die Schwanzzelle C (rot). E berührt P3.

Fig. 28. Das Ei ist um 180° gedreht. Die Ventralgruppe etwas gestreckter.

Fig. 29. Der Embryo hat sich von selbst noch ein wenig gedreht. Die Ventralgruppe ist vollkommen zu einer geraden Säule ausgerichtet; Alle ihre Zellen, besonders P3, haben sich in die Länge gestreckt.

Fig. 30. *Dritter Tag.* Der Embryo hat seine Lage über Nacht erheblich verändert; man sieht jetzt gerade auf die Ebene des ektodermalen Rhombus. Das kaudale Ende der Ventralgruppe ist nach dem Rücken zu emporgebogen und zugleich nach links verkrümmt. Alle Zellen der Gruppe sind verkürzt. Die Schwanzzelle liegt dicht hinter der Ektodermzelle b.

Fig. 31. Die Ektodermzelle b geteilt in bI rechts und bII links.

Fig. 32. Vom Rücken. Teilung der übrigen Ektodermzellen. Die Schwanzzelle hat sich in den bereits tiefen Einschnitt zwischen bI und bII eingefügt.

Fig. 33. Von rechts. bI und bII sind völlig getrennt; zwischen ihnen ist die Schwanzzelle mit einer von β stammenden Ektodermzelle in Kontakt getreten. Die Furchungshöhle tritt auf.

Fig. 34. Dasselbe Stadium von der Bauchseite. Die drei hinteren Zellen der Ventralgruppe haben sich geradlinig ausgerichtet: MSt ist noch nach links verschoben.

Fig. 35. Dasselbe Stadium von links.

Fig. 36. Von links. Teilung von MSt; die Abkömmlinge, mst und μστ, liegen dorsiventral übereinander.

Fig. 37. *Vierter Tag.* Das Ektoderm hat sich auf 16 Zellen vermehrt. Die 3 übrigen Blastomere der Ventralgruppe sind in typischer Richtung geteilt; EI und EII sind aus E, P4 und die Bauchzelle D (braun) aus P3 durch transversale, c und γ aus C durch mediale Teilung hervorgegangen. mst und μστ haben sich vorn und links an die Ventralgruppe angeschmiegt und mandelförmige Gestalt angenommen.

Fig. 38. Dasselbe Stadium von der Bauchseite.

Fig. 39. Dasselbe Stadium von der Rückenseite. Die Anordnung des Ektoderms ist atypisch; darin rechts hinten eine Lücke.

Fig. 40. Von der Bauchseite. mst und μστ sind geteilt; jede hat geliefert eine Urschlundzelle (st und στ, grün) und eine Urmesodermzelle (m und μ, violett).

Fig. 41. Bauchseite. Ektoderm in Teilung. Die Darmanlage EI und EII beginnt zu versinken. Die Schlund-Mesodermzellen einerseits und die 6 hinteren Zellen der Ventralgruppe haben sich derartig verschoben, dass die Herstellung der typischen Lage aller Ventralzellen angebahnt wird.

Fig. 42. Dasselbe Stadium vom Rücken. Rechts hinten im Ektoderm eine Lücke.

Fig. 43. *Fünfter Tag.* Bauchseite. Darmanlage in der Tiefe geteilt. Vollkommen normale gegenseitige Lage aller 14 Ventralzellen.


Foldout
Here

Tafel IV.

Entwickelung eines Dreifachzwillings.

Nach dem Leben. Von der Schale nur die innere Begrenzung eingezeichnet. Richtungskörper weggelassen. Alle Figuren in gleicher Stellung

Fig. 44. *Erster Tag.* Der Plasmaleib liegt der Schale dicht an. Die Kerne und Dotterkörnchen sind in zwei Gruppen gesondert.

Fig. 45. *Zweiter Tag.* Das Plasma beginnt sich von der Schale zurückzuziehen. Umlagerung der Kerne, der unterste ist gegen den Engpass zu emporgerückt.

Fig. 46. *Dritter Tag.* Alle Kerne vergrössert; der unterste sitzt im Engpass fest, einer der oberen nähert sich ihm und tritt später zu ihm hinüber.

Fig. 47. Wiederum zwei weit getrennte Kerngruppen.

Fig. 48. Es haben sich zwei Spindeln gebildet, die untere mitten im Engpass. Dazwischen dichte Ansammlung von Dotterkörnchen.

Fig. 49. *Vierter Tag.* Über Nacht sind drei Durchschnürungen erfolgt: an den Stellen, wo die beiden Kernspindeln lagen, und in der Mitte zwischen ihnen. Das Produkt ist als Zwilling aufzufassen; ein horizontales und ein senkrechtes Individuum sind mit ihren dotterhaltigen „Ventralzellen" ($=P_1$) zusammengefügt.

Fig. 50. Ruheform aller Zellen.

Fig. 51. *Fünfter Tag.* Beide Zellen des senkrechten Individuums in Teilung.

Fig. 52—54. Durchschnürung dieser Zellen und Lageveränderung des isolierten ektodermalen Paares. Das Ektoderm des horizontalen Individuums geteilt.

Fig. 55. Die Zellen des isolierten Ektoderms in Ruheform. Ventrale Zelle des horizontalen Individuums geteilt.

Fig. 56. *Sechster Tag.* Isoliertes Ektoderm in Teilung. Das des oberen Individuums vierzellig.

Fig. 57. *Siebenter Tag.* Ektoderm oben und unten vierzellig. Die beiden Ventralgruppen sind auf zusammen 8 Zellen vermehrt, wovon 4 eine schnurgerade Reihe bilden.

Fig. 58. *Neunter Tag.* Ektoderm unten achtzellig, oben beim Übergang zur sechzehnzelligen Stufe. Weitere Teilung in den Ventralgruppen.

Fig. 59. *Elfter Tag.* Ektoderm oben und unten sechzehnzellig. Die Furchungshöhlen sind aufgetreten. Die Ventralgruppen bilden gemeinsam eine kompakte Masse.

Fig. 60. *Dreizehnter Tag.* Links am horizontalen Komplex treten hellere Zellen auf (sekundäres Ektoderm).

Fig. 61. *Sechzehnter Tag.* Kurz vor der Abtötung.

Foldout Here

Tafel V.

Nach konservierten Präparaten (Alkohol-Essigsäure; Säurekarmin; Glyzerin).

Fig. 62. Der auf Tafel IV, Fig. 61 dargestellte Dreifachzwilling in konserviertem Zustand, stärker vergrössert. Rk', die drei getrennten ersten Richtungskörper.

Fig. 63. Derselbe um 180° gedreht. Rk'', die zweiten Richtungskörper, zwei davon verschmolzen.

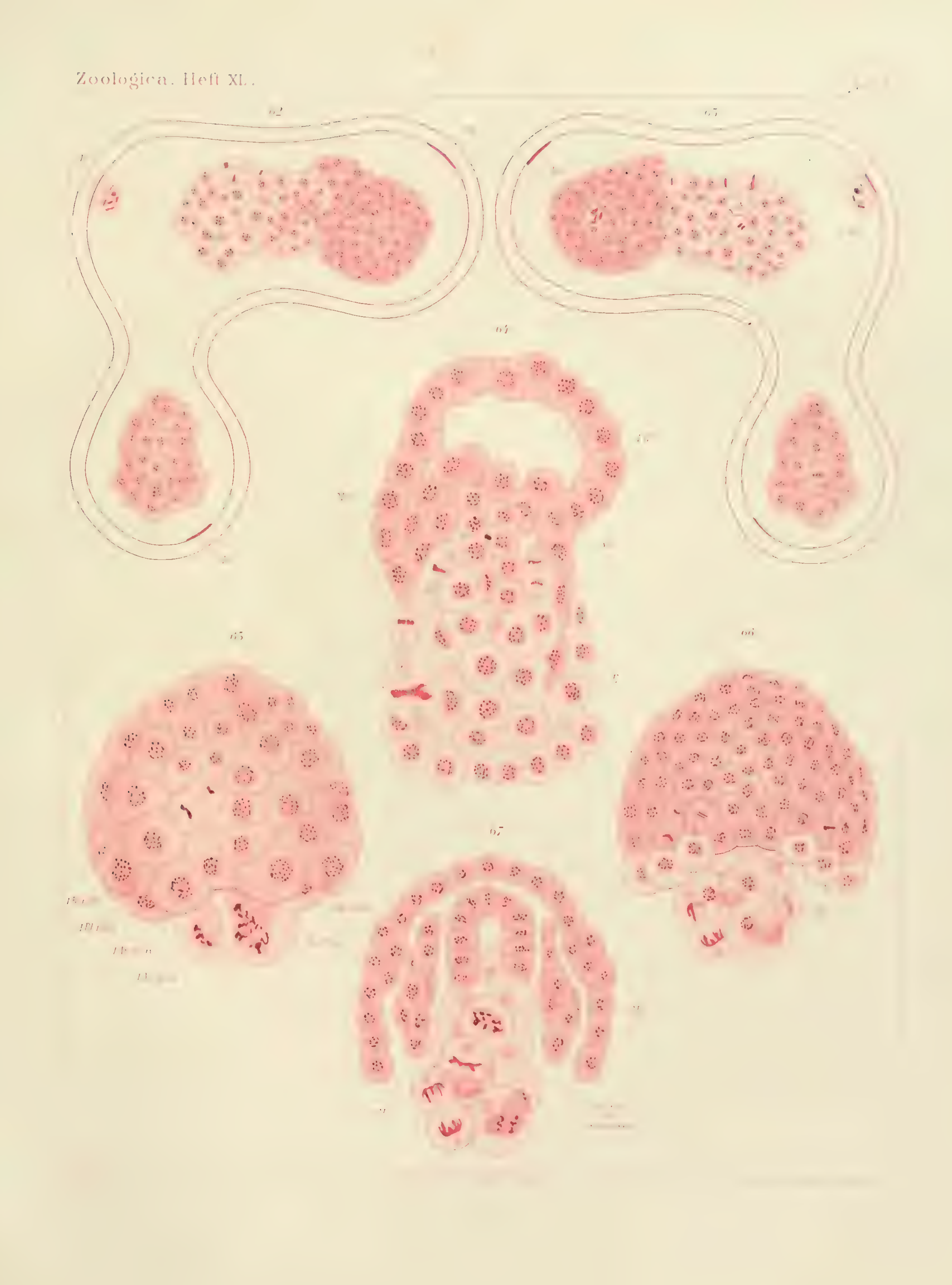
Fig. 64. Der obere Komplex in derselben Ansicht, wie Fig. 62, im optischen Schnitt, noch stärker vergrössert. E einige Zellen der sechzehnzelligen Darmanlage. St ?, vielleicht zum Schlunde gehörig; Mes?, wahrscheinlich Mesoderm. Von den beiden Keimbahnzellen ist die eine sichtbar.

Fig. 65 bis 67. Darstellungen von Embryonen normaler Grösse, bei denen die Ventralgruppe starke Entwickelungsstörungen aufweist, das Ektoderm aber sich typisch fortentwickelt hat.

Fig. 65. Vom Rücken. Die Schwanzzellengruppe ist zurückgeblieben und enthält Kerne vom Keimbahntypus. Das Ektoderm befindet sich im Übergang von 64 zu 128 Zellen. Man erkennt, dass die ektodermalen „Gross-" und „Kleinzellen" (sämtlich mit ihren Formeln nach zur Strassen, 96a, bezeichnet) typisch gebildet worden waren und trotz der ganz abnormen Nachbarschaft sich typisch geordnet hatten.

Fig. 66. Ein höheres Stadium vom Rücken. Von der Ventralgruppe ist Schlund, Darm und Mesoderm typisch entwickelt, der Rest ist zurückgeblieben und zeigt keine Diminution. Die Ektodermhaube ist durchaus normal geformt, obwohl ihr Hinterrand frei über die viel zu schmale Schwanzgruppe hinausragt. Hier im Hinterrande des primären Ektoderms liegen beiderseits grosse, helle Zellen, wodurch meine frühere Ansicht, dass nur das sekundäre Ektoderm helle Rückenzellen liefere, widerlegt wird. Genaueres darüber wird die Arbeit Müllers enthalten.

Fig. 67. Derselbe Embryo im optischen Schnitt, tief eingestellt. Die Furchungshöhle steht nach rückwärts zwischen Ventralgruppe und Ektodermrand offen.


62
63
64
65
66
67

ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

dem Gesamtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Professor Dr. Carl Chun in Leipzig.

Heft 41.

Beitrag zur Embryonalentwickelung der Ascaris megalocephala.

Von

Dr. Hermann Müller.

(Mit 5 Tafeln und 12 Figuren im Text.)

STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1903.

Beitrag zur Embryonalentwickelung

der

Ascaris megalocephala.

(Aus dem Zoologischen Institute zu Leipzig.)

Von

Dr. Hermann Müller
in Biebrich.

Mit 5 farbigen Tafeln und 12 Figuren im Text.



STUTTGART.
Verlag von Erwin Nägele.
1903.

Carl Georgi, Universitäts-Buchdruckerei in Bonn.

Einleitung.

Das Studium der Nematodenembryologie wurde besonders durch Untersuchungen an Eiern von Ascaris megalocephala gefördert. Infolge ihrer Dotterarmut stellen sie nach kunstgerechter Vorbereitung überaus klare, durchsichtige Objekte dar, die einen Einblick in die feinsten Verhältnisse gestatten.

Hallez (3), der zuerst eingehend sich mit ihrer Entwicklung befasste, hatte kaum nennenswerten Erfolg, da er unzweckmässiger Weise lebendes Material bearbeitete und obendrein schon vom 12zelligen Stadium an die Hauptrichtungen des Embryo verwechselte.

Hohe Bedeutung dagegen erreichten die Untersuchungen Boveris (1. 2.). Seine Entdeckung vom Vorhandensein zweier Zelltypen, der Keim- und Somazellen, vom Eintreten der Chromatindiminution bei der Teilung der Ursomazellen, ferner sein Nachweis, dass das Chromatin der Stammeizelle in unverändertem Charakter sich bis zu der nach mehrfacher Teilung auftretenden Urgeschlechtszelle überträgt, woraus er eine „Keimbahn" im Sinne der Weismannschen Theorie zu konstruieren vermochte, sind als äusserst wertvoll zu bezeichnen. Während er indessen für die niederen Stadien eine genaue Zellkenntnis erreichte, beschränkte er sich vom ungefähr 48zelligen Stadium an auf die Analyse der zuletzt entstandenen Zellstämme. Dadurch wurde natürlich nicht immer die volle Sicherheit in der genetischen Reihenfolge der Zellen erlangt, und mancherlei Irrtümer waren die Folge.

Auf einige derselben machte bereits zur Strassen (4) aufmerksam. In seiner Abhandlung veranschaulichte er in klarer Weise das Anwachsen des Embryo auf 102 Zellen. Er zeigte, dass dasselbe überaus regelmässig erfolgte, und war dadurch imstande, die einzelnen Zellen genau zu unterscheiden und eine jede mit einer bestimmten Bezeichnung zu belegen. Nach ihm gehört die Urgenitalzelle nicht, wie Boveri behauptet, der 6., sondern schon der 5. Zellgeneration an; ferner bilden sich aus der 2. Ursomazelle nicht nur Darm und Mesoderm, sondern auch das ganze Stomatodäum. Boveri (2) acceptiert in seiner nachträglich erschienenen vollständigen Abhandlung nur den letzteren Punkt, glaubt jedoch hinsichtlich des ersteren, wenigstens für gewisse Fälle, im Rechte zu sein.

Es erübrigt noch, einer von Zoja (7) verfassten Schrift Erwähnung zu tun, die aber neue Gesichtspunkte nicht bietet, an Ausführlichkeit und erschöpfender Behandlung des Stoffes ausserdem von beiden vorgenannten wesentlich übertroffen wird.

An geeigneter Stelle werde ich auf die vorerwähnten Streitfragen eingehen und ferner noch eine Reihe anderer Berichtigungen vornehmen. Wenn ich dazu heute imstande bin, so

verdanke ich dies hauptsächlich dem Umstande, dass mir in der gründlichen Arbeit zur Strassens (4) ein guter Ausgangspunkt für meine Untersuchungen gegeben war. Nach eingehenden Vorarbeiten, die sich auf das Studium jüngerer Embryonen erstreckten und mich mit dem Material vertraut machten, vermag ich durch eigene Anschauung die Richtigkeit des Hauptteils der Arbeit zur Strassens zu bestätigen; hinsichtlich des „morphologischen Anhanges“ machen sich indess einige Korrekturen erforderlich.

Angeregt durch Herrn Prof. Dr. zur Strassen habe ich den Versuch unternommen, mich an die höheren Stadien heranzuwagen und, soweit es mir gelingen würde, die Entwicklung der Askaridenembryonen zu analysieren. Stets erfreute ich mich bei diesem für den Anfänger besonders schwierigen und mühevollen Beginnen der aufmerksamsten Förderung und des regsten Interesses von seiten meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. Chun, des Leiters des zoologischen Instituts, und in gleicher Weise war ich auch des besten, uneigennützigsten Rates meines hochgeschätzten Lehrers, Herrn Prof. Dr. zur Strassen, gewiss, dessen reiche Sachkenntnis mir natürlich äusserst zu statten kam. Beiden Herren gegenüber fühle ich mich verpflichtet an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen, insbesondere aber Herrn Prof. Dr. Chun nochmals deswegen, weil er mir bereitwilligst gestattete, das von Herrn Prof. Dr. zur Strassen vorgeschlagene Thema als Gegenstand meiner Prüfungsarbeit zu wählen.

In unmittelbarem Anschluss an die Abhandlung zur Strassens habe ich meine Untersuchungen mit dem Stadium 102 begonnen, in welchem der Embryo noch eine ausgesprochene ventral abgeplattete Eiform besitzt, und dank der Gunst des Materials konnte ich sie fortführen bis zu der Stufe, wo der bereits wurmförmig gestaltete Embryo sich $1^1/_2$ mal innerhalb der Eihülle aufgerollt hat. Bemerkenswert erscheint es hierbei, dass inzwischen nur eine 2—3 malige Vermehrung seiner Blastomeren stattgefunden hat. Die vorliegende Arbeit soll in erster Linie einen morphologischen Beitrag zur Askaridenembryologie darstellen. Der Ergründung der genealogischen Verhältnisse konnte nur insoweit Rechnung getragen werden, als es für die nähere Kenntnis einzelner Zellgruppen erforderlich war. Dies auf alle auszudehnen, musste schon allein wegen der zunehmenden Schwierigkeit der Untersuchung als unzweckmässig erscheinen. Es galt dies besonders für die Hauptmasse der Blastomeren, des sog. „primären Ektoderms“, die sich allmählich unter erheblicher Verkleinerung dicht gedrängt am vorderen und hinteren Körperpol, sowie in einer schmalen Bauchreihe zusammenscharen und übereinanderschichten. Für die verbleibende Minderzahl, die ein gänzlich abweichendes Verhalten zeigte und daher speziell mein Interesse in Anspruch nahm, war ich bestrebt durch Einbeziehung der benachbarten Zellpartieen in meine Untersuchungen eine sichere Begrenzung zu erzielen. Sollte innerhalb dieser Grenzsphäre an irgend einer Stelle sich ein Irrtum, z. B. Verwechslung von Zellen, eingeschlichen haben, so würde die Richtigkeit der eingeschlossenen Zellpartieen trotzdem noch nicht in Frage gestellt werden.

Hatte nun Boveri schon gezeigt, dass die äussere Körperhülle des Embryo, das Ektoderm, von 2 verschiedenen Ursprungsorten ihre Abstammung herleitet, so vermag ich für das Mesoderm sogar 3 solcher anzuführen. Unter diesen Umständen erscheint es nicht korrekt, von einer Keimblätterbildung zu reden. Gleichwohl werde ich der Verständlichkeit halber die gewohnten Bezeichnungen beibehalten und z. B. von Mesoderm I, II und III sprechen.

Eine Einteilung nach Stadien, wie sie in exakter Weise von zur Strassen bis zu

102 Blastomeren durchgeführt wurde, bietet beim Fortschreiten der Entwicklung mancherlei Schwierigkeit, da die Teilungsvorgänge zwischen den einzelnen Gruppen und sogar innerhalb derselben immer grössere Schwankungen erleiden. Wenn ich dennoch eine gewisse Begrenzung eingeführt habe und von Stadien 202, 402 und 802 spreche, so geschah dies nur, um in übersichtlicher Weise die Vorgänge erläutern zu können. Ich beabsichtige damit weniger einen bestimmten Entwicklungsgrad scharf zu markieren, sondern möchte vielmehr hier nach Besprechung eines Teilungsturnus sämtlicher Gruppen gleichsam einen Ruhepunkt für meine Beschreibung gewinnen.

Material und Methoden.

Die zur Untersuchung verwendeten Eier wurden in der von zur Strassen (4), angegebenen Weise konserviert und gefärbt. Hirsekorngrosse Eiklümpchen kamen 24 Stunden lang in ein Gemisch von Alkohol (96%) und konzentrierter Essigsäure 4:1, darauf 24 Stunden in reinen Alkohol (96%); dann folgte 24stündiges Färben mit alkoholischem Salzsäure-Karmin (Grenacher-Mayer), 24stündiges Verbringen in Alkohol (96%) + 1% Salzsäure und zuletzt beliebig langes Aufbewahren in reinem Alkohol. Zum Zwecke der Untersuchung wurden sie dann in Glycerin übergeführt. Dies geschah am besten in der Weise, dass man die Eier in schwach mit Glycerin vermischten Alkohol brachte und diesen in flacher Schale im Brutofen der Verdunstung aussetzte, worauf sie dann in reinem Glycerin zurückblieben.

Zur Züchtung empfahl es sich, die aus der vaginalen Uterushälfte ausgestrichenen Eier in einer mässig feuchten Kammer langsam, am besten bei Zimmertemperatur oder nur schwacher Erwärmung heranreifen zu lassen. Infolge auftretender Fäulnis, die sich durch ihren spezifischen, säuerlichen Geruch kenntlich machte, wurde die den Eiern anhaftende, eiweissreiche Uterusflüssigkeit ziemlich beseitigt. Diese nämlich war es, die am häufigsten die mikroskopische Untersuchung der Objekte unmöglich machte, da sie dieselben gleich einer trüben Wolke umgab und ausserdem leicht das Drehen unter dem Deckglas verhinderte. Ein mässiges Zurückbleiben von Uterusflüssigkeit hatte andrerseits wieder den grossen Vorteil, dass die benachbart gelegenen und daher in der Regel gleichaltrigen Eier in leichtem Verbande an einander hängen blieben. Bei Untersuchungen an vorgeschrittenen Eiern wäre es sonst ausserordentlich schwierig, ja fast unmöglich gewesen, gleiche und ähnliche Altersstufen ausfindig zu machen. Fast überraschend war es manchmal, wie in einem Klümpchen von einigen hundert Eiern die Bilder sich nahezu wiederholten. Gerade hierdurch aber gelang es verhältnismässig leicht, die geringsten Fortschritte in der Entwickelung aufzufinden.

Eins ist jedoch vor allem notwendig, will man sich vor unerwünschten Enttäuschungen bewahren, dass man nämlich die Eier auf ihre normale Entwicklung hin prüft, bevor man sie zum Gegenstand der Untersuchung macht. Schon Boveri (2. pag. 4) beobachtete, dass die Eier des einen Wurmes ein ungestörtes Wachstum zeigten, die eines anderen aber schon sämtlich auf dem 2- oder 4-zelligen Stadium abstarben. Bliebe es nur bei diesen beiden Eventualitäten, so hätte man leichtes Spiel. Doch es giebt noch eine ganze Reihe von Zwischenstufen, deren pathologischer Charakter nur bei sorgfältiger Untersuchung auffällt. So sind besonders Eier, die sich sehr ungleich entwickeln, d. h. von denen nur vereinzelte zu höheren Stadien gelangen,

als offenbar krank auszumerzen. In gefärbtem Zustande zeigen sie meist als charakteristisches Zeichen, überall in den Zellen zerstreut, grössere oder kleinere Chromatinbrocken. Es gibt nun Fälle, in denen diese Erscheinungen wohl in jüngeren Stadien vorhanden sind, in höheren aber fehlen sie, und nur bei aufmerksamer Beobachtung wird man dann an den fremdartigen Zellbildern die Abnormität erkennen. Auch ich habe anfangs solche unliebsame Erfahrungen machen müssen, da ich mich längere Zeit an krankhaft entwickelten Eiern eines Wurmes abmühte, die mir damals wegen der Gleichmässigkeit, mit der sich dieselben Bilder vorfanden, normal zu sein schienen. Erst spätere Vergleiche mit den Eiern anderer Würmer belehrten mich, dass ich mich in falscher Richtung bewegte. Immerhin erscheint mir dieser Fall, der sicher einer der schwierigst erkennbaren ist, der Erörterung wert zu sein. Ich werde daher zum Schlusse meiner Abhandlung in einem „Beitrag zur Teratologie" besonders auf ihn zurückkommen.

Die Untersuchungen wurden fast durchweg bei 1200facher Vergrösserung angestellt. Künstliches Licht, das ich meist dabei verwendete, hatte den Vorteil einer besseren Durchleuchtung des Objektes und war daher dem Tageslicht vorzuziehen. Insbesondere liess es die Zellkerne deutlicher hervortreten, die ja überhaupt die besten Richtpunkte darstellen.

Für die Benennung der Zellen hat sich Boveri's Nomenklatur als die einfachste erwiesen, und sie werde ich auch überall beibehalten, bezw. in gleichem Sinne fortführen, ausgenommen bei den Gliedern des primären Ektoderms. Hier hielt ich es für notwendig, vorerst nicht von zur Strassens Bezeichnung abzugehen, um möglichst vor Verwechslungen sicher zu sein. Da sich diese jedoch bald zu kompliziert gestaltete, so zog ich es vor, weiterhin von Vereinfachungen Gebrauch zu machen.

Auch die Farben der Zellgruppen habe ich denen der trefflichen Abbildungen Boveris angepasst. Nur die „Bauchzellen" sind jetzt statt ihrem bisherigen Englischrot, das fortan ausschliesslich den „Schwanzzellen" verbleibt, durch ein weinrotes Aussehen gekennzeichnet.

Untersuchungsergebnisse.

Bevor wir zu einer näheren Besprechung der Resultate übergehen, dürfte es vorteilhaft sein, noch einmal einen kurzen Rückblick auf die bisherige Entwicklung des Embryo zu werfen.

Stadium II. Die Durchschnürung der Eizelle lieferte die Stammzelle P_1 und die Ursomazelle A B (Boveri) = I (zur Strassen).

Stadium IV. Aus der zweiten Teilungsperiode gingen hervor das Ektodermzellenpaar I A und I B, die Stammzelle P_2 und die Ursomazelle E M St, die Urzelle des Ento-, Mesoderms und Stomatodäums.

Stadium VIII. Bei dem Eintritt der nächsten Teilung zeigte sich dann an den Kernen der Somazellen die merkwürdige Erscheinung der Chromatinverminderung. Auch liessen sich jetzt sichere Anhaltspunkte für die Richtungsverhältnisse des Embryo gewinnen. Dorsal und vorn gelegen spalteten sich I A und I B der Länge nach in eine rechte und linke Tochterzelle. Aus E M St und P_2 hingegen ging durch Querteilung eine ventral und median gelegene Reihe von 4 Zellen hervor. M St, die vorderste, vereinte noch die Elemente des Mesoderms und Stomatodäums in sich; dann folgten E, die Urzelle des Darms, P_3, die Stammzelle, und zuletzt deren Schwester C, die als Urzelle einer sekundären Ektodermgruppe angesehen wurde, die aber nach meinen Feststellungen auch noch Mesodermteile in sich birgt.

Stadium XVI. Der vierte Teilungsvorgang führte eine Erhöhung der ektodermalen Blastomeren auf 8 herbei. Von den Gliedern der Bauchreihe teilten sich M St und C längs, E und P_3 quer. Demgemäss sahen wir dann die Produkte der ersteren rechts und links von der Mittellinie gelagert, als m st und c, bezw. $\mu\sigma\tau$ und γ. Die der letzteren hingegen bildeten abermals eine mediane Reihe von 4 Zellen: E I, E II, P_4 und D, die Urzelle einer uns später noch beschäftigenden Gruppe.

Stadium XXVIII. In der fünften Teilungsperiode, die zeitlich in den einzelnen Gruppen erhebliche Abweichungen erkennen liess, wuchs das Ektoderm auf 16 Zellen heran. Durch transversale Teilung von m st und $\mu\sigma\tau$ wurden ferner Stomatodäum und Mesoderm von einander getrennt. In gleicher Richtung teilten sich c in c I und c II und γ in γ I und γ II.

Stadium LVI. Bevor jedoch die übrigen ventralen Glieder sich zur Vermehrung anschickten, trat schon das Ektoderm in die nächste Teilung ein. Stomatodäum und Mesoderm, letzteres etwas später, teilten sich gleichfalls wieder und bildeten zusammen einen nach hinten offenen Bogen von 8 Zellen. Dabei nahmen die mesodermalen Glieder eine deutlich vertiefte Stellung ein. Nunmehr erhöhten auch die mittlerweile gegen das Zentrum hin versunkenen Darmzellen ihre

Zahl auf 4. Fast zu derselben Zeit vollzog sich von neuem die Teilung in der C-Gruppe und zwar bei c I und γ I transversal und inäqual in die oberen Makromeren c I′ und γ I′ und die unteren Mikromeren c I″ und γ I″, bei c II und γ II longitudinal in die inneren c II′ und γ II′ und die äusseren c II″ und γ II″. Dann stellte auch die Zelle D ihre Spindel in der Querrichtung ein. Zuletzt endlich sahen wir die Stammzelle P_4 sich durchschnüren, die gleich den Darmzellen während der letzten Periode im Ruhezustande verharrt hatte.

Stadium LVI—CII. Von der allgemeinen Teilung im nächsten Stadium schlossen sich wieder einige Gruppen aus. Es waren dies die Nachkommen von C und die beiden Stammzellen, während alle übrigen die Zahl ihrer Glieder verdoppelten.

Stadium CII.

Wir finden mithin am Schlusse des Stadiums LVI—CII, an das sich meine Betrachtungen anknüpfen, folgende Verhältnisse vor. Die weitaus grösste Zellenzahl hat das primäre Ektoderm mit 64 Gliedern. Es nimmt demgemäss auch den wesentlichsten Teil der embryonalen Oberfläche ein, so die Front, den Rücken, die beiden Seiten und die Randpartieen der Bauchfläche. Seine Zellen haben noch eine stattliche Grösse und lassen hierin kaum einen Unterschied gegenüber den übrigen Blastomeren erkennen. Schon zur Strassen erkannte in der 32zelligen Ektodermplatte ein eigentümliches Verhalten einzelner an ihrem hinteren Rande gelegener Zellen. Während nämlich alle übrigen Blastomeren eine gleiche Teilung eingingen, teilten sich jene — es waren 4 an der Zahl: IAr1βα, IAr1βb, IBr1βb und IBl1βb — ungleich. Dadurch kam es zu Makro- und Mikromerenbildung. Aber auch fernerhin weichen ihre Sprösslinge gemeinschaftlich mit einigen benachbarten Zellen in ihren Eigenschaften so erheblich von ihren übrigen Stammesgenossen ab, dass sie mehr und mehr eine gesonderte Stellung einnehmen und besondere Beachtung verdienen.

Im nicht orientierten Stadium CII fallen uns durch ihre Grösse besonders die in der Medianlinie sich berührenden, der letzten Ektodermreihe angehörigen Zellen IAr1βby und IAr1βαy auf, ferner die mehr seitlich in der vorletzten gelegenen IBr1βbx und IBl1βbx. Da sie ihrem Umfang entsprechend auch grosse Kerne besitzen, so werden sie leicht und sicher erkannt. Ich werde sie der Kürze halber als Grosszellen a = ga und b = gb bezeichnen und ihre bedeutend kleineren Schwestern, die entsprechend umgekehrt der vorletzten, bezw. der letzten Reihe angehören, als Kleinzellen a = ka und b = kb. Die rechte Seite wird durch ein r, die linke durch ein l gekennzeichnet. Zwischen die Paare a und b eingeschaltet liegen die Zellen IBr1βax und IBl1βax in der vorletzten und IBr1βay und IBl1βay in der letzten Reihe. Für die ersteren beiden wähle ich, da sie höher liegen, die Bezeichnung „obere y“ = oy, für die anderen „untere y“ = uy. Es erübrigt noch die die untere Begrenzung des hinteren Randes bildende Zelle IBr2βby resp. IBl2βby anzuführen, — welche ich x benennen will, — um ein vollständiges Bild der insgesamt aus 14 Gliedern bestehenden beiden letzten Zellreihen wiederzugeben.

Nach hinten anschliessend folgt das von Boveri so benannte sekundäre Ektoderm, das aus der 3. Ursomazelle hervorgegangen ist. An der 8gliedrigen Gruppe lässt sich ein vertikaler

und ein horizontaler Ast unterscheiden. Der erstere, für den wir den Namen „Schwanzzellen" beibehalten wollen, besteht aus 2 ungleichen, in der Mittellinie sich berührenden Zellpaaren. Ihre unteren Glieder zeichnen sich durch geringe Grösse aus, und wir erkennen sie als die Mikromeren cI2 und γI2 und ihre oberen als die Makromeren cI1 und γI1. Bei normalen Eiern nimmt das Paar der rechten Seite entsprechend dem Prinzip der kleinsten Flächen stets eine etwas höhere Stellung ein, als das der linken. Da Boveri dies in seiner einzigen, den Embryo von hinten zeigenden Abbildung (2. Tafel IV. Fig. 25c) umgekehrt darstellt, so ist anzunehmen, dass er diese nach einem inversen Ei entworfen hat. Der horizontale Ast bildet einen nach vorn und leicht aufwärts gekrümmten Zellbogen, von zur Strassen als „Bauchzellen" bezeichnet. Die inneren Glieder des Bogens, die sich unter die Mikromeren reihen, sind die Zellen cII1 und γII1, die äusseren cII2 und γII2. Der Ansicht Boveris, die inneren seien entschieden kleiner als die äusseren, kann ich mich nach meinen Beobachtungen und Bildern nicht anschliessen; es ist dies wohl auch schon in Rücksicht auf die gleiche Kerngrösse der vier Zellen nicht anzunehmen.

Dem Bogen der Bauchzellen passt sich derjenige der 4gliedrigen Gruppe an, die von der 4. Ursomazelle D abstammt. Er umschliesst von rückwärts die hintere Urgeschlechtszelle, und seine Aussenglieder dI und δI treten nach vorn hin an die letzten Stomatodäumszellen heran. Gewohnte, fast nie fehlende Begleiter besonders der Zellen dII und δII sind umfangreiche Chromatinbrocken. Dieselben rühren von der erheblichen Diminution her, die das Chromatin der Zelle D bei ihrer Teilung erleidet. In welchem Maasse dieser Vorgang erfolgt, dafür liefert die beigefügte Figur 1 ein klares Beispiel: Verschwindend ist hier der bleibende Chromatinrest gegenüber dem zerfallenden. Die Trümmer gesellen sich den Tochterzellen zu, sie liegen als homogene, glänzende Klumpen meist zu 1—2 im Protoplasma zerstreut und bilden für längere Zeit ein charakteristisches und sehr nützliches Erkennungsmerkmal für die D-Gruppe. Freiliegende, nicht in Zellen eingeschlossene Chromatinstücke, wie Boveri ein solches in seiner Figur 26 abbildet, habe ich nie gesehen. Der Umstand jedoch, dass in der fraglichen Figur die beiden Zellen d und δ durch eine weite Kluft voneinander getrennt sind, für die es doch hier gar keine Erklärung giebt — frische Teilung ist wegen der Grösse der Zellkerne ausgeschlossen — und andrerseits die Lage des Chromatinklumpens in der innersten Ecke derselben machen es wahrscheinlich, dass die zarten Zellgrenzen übersehen wurden.



Fig. 1.

Rostralwärts von dieser Gruppe liegen die beiden über die Bauchflächen herausragenden grossen Stammzellen mit ihren gewaltigen Kernen. Ich betrachte sie mit zur Strassen und Zoja (7) als bleibende Geschlechtszellen und benenne sie mit ersterem GI und GII. Auch mir ist gleich ihnen niemals eine 6. Stammteilung im Sinne Boveris begegnet, und nie haben sich mir trotz der vielfachen Untersuchungen weit höherer Stadien Zweifel über die Richtigkeit dieser Annahme eingestellt. Lässt schon Boveris Angabe (2. pag. 28), er habe ursprünglich

auch die Ansicht zur Strassens und Zojas geteilt, müsse aber für manche Fälle dennoch an seiner ausgesprochenen Behauptung festhalten, eine gewisse Unsicherheit erkennen, so dürften auch, seine einzige Stütze, die Abbildungen 29 und 30 meiner Ansicht nach nicht imstande sein den Beweis für eine 7. Generation zu erbringen. Soweit sich beurteilen lässt, scheint das Ektoderm seinen Teilungsprozess zu 128 Blastomeren nahezu abgeschlossen zu haben. Daher wäre eine vermehrte Zellenzahl in der Schwanzregion nichts auffallendes. Ich hege kein Bedenken in der Teilung der Stammzelle eine verspätete zu sehen. Denn ähnliche Verzögerungen habe ich häufiger beobachtet und zwar dann gewöhnlich bei Eiern eines und desselben Wurmes, während ich bei anderen vergeblich nach ihnen suchte. Ich würde hiernach f und φ für dI resp. δI, dI und δI für cII2 resp. γII2 und die wegen ihrer erhöhten Lage auf den Figuren fast versteckten cII2 und γII2 — die ventrale Lage dieser Zellen in der doch jüngeren Figur 28ᵇ steht hierzu im Widerspruch — für ektodermale Blastomeren halten. Vermutlich sind sie als Töchter der unteren y anzusprechen. Eine genaue Kritik der fraglichen Figuren erscheint mir deshalb unmöglich, weil entsprechende Darstellungen der Embryonen von hinten fehlen, aus deren Vergleich erst eine sichere Feststellung der Zellen zu erlangen wäre.

Die nun noch zu nennenden embryonalen Teile leiten ihren Ursprung sämtlich von der 2. Ursomazelle EMSt ab. Das älteste Glied, das Entoderm, zählt jetzt 8 Zellen, die als helle, grossblasige Gebilde den mittleren Raum der Furchungshöhle erfüllen. Beiderseits davon legt sich das Mesoderm in je einer 4gliedrigen gedrängten Reihe an, die Neigung zur Rhombenbildung bekundet. Seine Zellen erscheinen wesentlich kleiner als die des Entoderms. Die letzte verwandte Gruppe ist das Stomatodäum, dessen 8 Blastomeren einen nach hinten geöffneten Spitzbogen bilden.

So liegen die Verhältnisse der einzelnen Gruppen nach der Teilung. Bevor sie zur abermaligen Vermehrung schreiten, treten allerlei Zellverschiebungen ein, die eine wesentliche Veränderung des Bildes bedingen. Die Grosszelle ar stand bisher in Berührung mit der Grosszelle al und den beiden Kleinzellen a. Scheinbar durch Andrängen der C-Gruppe kommt es zum Auseinanderweichen und bald zur völligen Scheidung der beiden Grosszellen a. Gleichzeitig wird auch die Verbindung mit kal bedroht. Eifrig bemüht sich gar diese nicht aufzugeben, indem sich ihr Berührungsende bei der zunehmenden Entfernung in einen sehr feinen Fortsatz auszieht. Lange gelingt es, endlich aber reisst das Band. Jetzt liegen die Grosszellen a weit voneinander getrennt. In gleichem Masse aber,

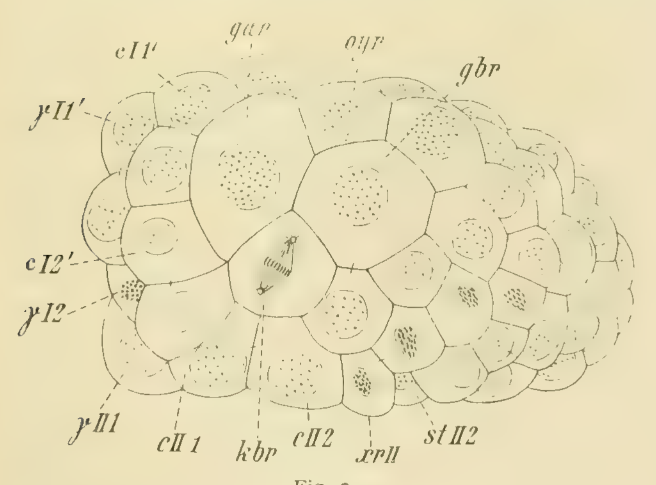


Fig. 2.

wie sie auseinanderrückten, erfolgte eine Annäherung der Grosszellen a und b jeder Seite, bis es schliesslich zur ausgiebigen Berührung kam (Figur 2). Diese war nur möglich, wenn die y-Zellen eine Trennung erfuhren. Und in der Tat liegen sie nun isoliert, eine oberhalb und eine unterhalb der Berührungsstelle.

Stadium CII—CCII.

Auf der Bruchseite folgen nun eine Reihe von Veränderungen, deren Erörterung ich weiter unten folgen lasse, da mittlerweile von neuem das primäre Ektoderm den Reigen der Teilungsprozesse zu eröffnen beginnt und somit das nächste Stadium CCII einleitet. Die Einstellung seiner Spindeln erfolgt im allgemeinen para-tangential in der Längsrichtung des Embryo. Allmählich am vorderen Körperende und am ausgeprägtesten vor dem Eingang in das Stomatodäum geht sie in die Querrichtung über. Die Glieder des hinteren Randes zeigen sämtlich noch entsprechend ihrer Lage eine aufstrebende Richtung ihrer Spindeln und zwar von hinten und unten nach vorn und oben. Als Zellen vom typischen Aussehen der meisten ektodermalen Blastomeren kommen mit diesen auch x und y früh zur Durchschnürung. Wie oben erwähnt, waren die beiden y-Zellen infolge des Zusammentreffens von g a und g b auseinandergedrängt worden. Da diese jedoch bei ihrer jetzt eintretenden Teilung bestrebt sind, sich in der Richtung des sie trennenden Hindernisses gegeneinander zu strecken, so wird die Verbindung der Grosszellen bald wieder gelöst. Die Töchter der beiden y liegen nun in einer fast geraden Reihe, die im Winkel zwischen Bauch- und Schwanzzellen beginnt und seitlich vor k a endet. o y I, die obere, erscheint immer etwas versteckt, da sie von der hochgelegenen k a und deren vorderer Nachbarzelle überragt wird (Taf. I. Fig. 1[a]).

Am spätesten von allen Gliedern des Ektoderms schreiten auch Gross- und Kleinzellen — diese meist zuletzt — zur Vermehrung. Ihre Kerne, besonders die von g a, waren zu einer erstaunlichen Grösse herangewachsen und übertrafen diejenigen der übrigen Ektodermzellen um etwa das Dreifache. Die Grosszellen a stellen ihre Spindeln genau parallel zur Doppelreihe der Schwanzzellen und mithin zur Medianlinie ein, während diejenigen ihrer Schwestern, der Kleinzellen a, nach vorn eine leichte Divergenz erkennen lassen. Die hierdurch nach der Durchschnürung entstehende Lücke zwischen den beiden vorderen Töchtern k a I wird durch eine Ektodermzelle (Tochter von I A r 1 α α y) ausgefüllt (Taf. I, Fig. 4[b]). Die beiden blasigen Grosszellen berührten bisher den hinteren äusseren Rand der zugehörigen Kleinzelle. Nach vollendeter Teilung kommt g a I nahezu seitlich neben k a II zu liegen, ja sie ragt sogar bis an deren vordere Schwester heran und nimmt Fühlung mit ihr. Nach vorn wird sie von o y II begrenzt. g a II schafft sich in dem bisher von einem langen, spitz zulaufenden Zipfel ihrer Mutterzelle erfüllten Raume Platz, ohne indess neue Verbindungen einzugehen. Es wird dadurch u y I etwas seitwärts gedrängt. Die bisher seitlich gelegene u y II stellt jetzt die untere Begrenzung dar. Die Kleinzellen b teilen sich in schräger Richtung. Ihre Spindeln stehen fast parallel zu denen der y. Es ist ihr Verhalten insofern bemerkenswert, als sie eine ungleiche Teilung eingehen. Die untere, k b II, ist grösser als ihre Schwester k b I. Im letzten Stadium stand die Zelle x mit der unteren y in Berührung. Sie giebt nach ihrer Teilung diese Verbindung auf, vielleicht infolge Anwachsens der Zelle k b. Letztere tritt daher in die Reihe der eigentlichen Randzellen ein. Ihr Platz im Rande wird weiterhin durch k b II behauptet. Die Spindelrichtung der Grosszellen b entspricht nicht ganz der ihrer Schwestern. Sie ist eine nach vorn mehr geneigte. Zwischen g b I und o y I schaltet sich eine ektodermale Zelle ein. Es werden somit die oberen

Enden der im übrigen parallel verlaufenden Nachbarreihen y und b wie durch einen Keil auseinandergetrieben (Taf. I, Fig. 1—4).

Schon zu Beginn der ektodermalen Regung giebt sich auch neues Leben in der C-Gruppe kund, die während der letzten Periode LVI—CII im Ruhezustande verharrte. Hier sind es stets zuerst die Makromeren, die durch transversale Durchschnürung ihre Zahl auf 4 erhöhen. Sie bilden ein verschobenes Viereck, dessen rechte Seite etwas höher gelegen ist als die linke, in Übereinstimmung mit der bisherigen Lage der Mutterzellen. Wir nennen die oberen cI1′ und γI1′, die unteren cI1″ und γI1″.

Wesentlich später treten die Mikromeren in den Teilungsprozess ein, und fast immer ist es zuerst die rechte, die ihre Äquatorialplatte senkrecht zur Mittellinie einstellt. Ihre Töchter cI2″ und cI2′ bilden daher mit cI1″ und cI1′ eine aufsteigende gerade Reihe von 4 Zellen. Anders verläuft der Vorgang auf der linken Seite. Die Mikromere γI2 teilt sich in schräger Richtung. Ihr oberes Spindelende ist gegen die Medianlinie gewendet, das untere nach aussen. Die Teilung ist eine ungleiche. Es erscheint nämlich die obere, γI2′ kleiner als γI2″. Sie bilden zusammen mit cI2′ und cI2″ eine schräge, verschobene T-Figur, deren untere Balkenzelle cI2″ mit der unteren Stammzelle γI2″ in lockerer Berührung steht. Die obere Stammzelle γI2′ liegt genau in der Mittellinie. γI2″ bildet mit den Töchtern der linken Makromere eine gerade Reihe von 3 Zellen (Taf. I, Fig. 1ᶜ u. 4ᶜ).

Während die Makromeren ihre Lage unverändert beibehalten, gehen eigentümliche Wanderungen in der Mikromerengruppe vor sich. Besonders ist hierbei die Zelle γI2′ beteiligt. Wir wollen sie kurz als μ bezeichnen. War es schon von vornherein auffallend, dass sie kleiner als ihre Schwester erschien und eine mediane Stellung einnahm, so finden wir jetzt, dass sie allmählich zu versinken beginnt, um sich alsdann in ventraler Richtung fortzubewegen. Zunächst zeigt sich eine rundliche Vertiefung, dann aber geben die beiden unteren Mikromeren für die Dauer der Durchwanderung ihre lockere Verbindung auf. Unterhalb der dadurch entstehenden, schmalen Spalte gleitet die Mikromere durch und nimmt ihre Stellung median hinter den beiden mittleren Bauchzellen ein in gleicher Höhe mit ihnen. Die übrigen Mikromeren aber schliessen sich wieder zusammen. Sie bilden jetzt ein Dreieck. Die beiden unteren haben ihren ursprünglichen Standpunkt beibehalten, ihre Berührungsfläche ist jedoch grösser geworden. Die Zelle cI2′ dagegen ist aus ihrer seitlichen Stellung in die Mittellinie übergegangen (Taf. I, Fig. 4ᶜ, Taf. II, Fig. 5—7).

Zur Zeit dieser Vorgänge, und noch ehe die Bauchzellen zur Vermehrung schreiten, vollziehen sich, wie oben angedeutet, eine Reihe wichtiger Vorgänge auf der Bauchseite, an denen vorwiegend der Doppelbogen der D- und Bauchzellen beteiligt ist. Seit Beginn der Gastrulation waren schon 2 Zellgruppen von der Oberfläche gänzlich verschwunden, das Entoderm und das Mesoderm. Ihnen folgt jetzt als dritte die D-Gruppe. Kurze Zeit nur liegen ihre 4 Glieder in erhabenem Bogen, der sich bis zum Stomatodäum hin erstreckt, um die hintere Geschlechtszelle. Dann allmählich sinken sie tiefer, wie schon zur Strassen (4, pag. 93) richtig beobachtete, zuerst die beiden äusseren, die sich von unten den beiden hinteren Mesodermzellen anschmiegen, zuletzt auch die inneren. Meist ist der Prozess für dI und δI schon nahezu beendet, während er für dII und δII erst beginnt. In gleichem Masse treten ihre Nachbarn über sie hinweg, von vorn die letzte Stomatodäumszelle, von der Seite ektodermale Blastomeren und von hinten der Bauchzellenbogen. Die äusseren Glieder des letzteren, die ursprüng-

lich etwas höher lagen als die inneren, verlassen allmählich ihre Position und strecken sich in der Horizontalebene nach vorn. Der Bogen wird dadurch etwas verengert, doch kommt es nicht zum Zusammentreten der beiden Blastomeren in der Medianlinie, wie zur Strassen beschreibt. Vielmehr haben sie das Bestreben mit der hintersten Stomatodäumszelle in Berührung zu kommen, und dies erreichen sie auch. Dadurch verschwinden die letzten Reste der äusseren D-Zellen in der Furchungshöhle, während die inneren noch längere Zeit wenigstens mit einem schmalen Saume der Oberfläche angehören. Da sie jedoch eine tiefe Stellung einnehmen, ihre Nachbarn aber hochgelegen sind, so sehen wir jetzt, gleichwie bei dem Stomatodäum, wenn auch in geringerem Grade eine wallumgebene Mulde hinter den Geschlechtszellen vor uns. Bemerkt man zu dieser Zeit schon, wie dII und δII eine Lockerung ihrer Verbindung erfahren, und wie sich die Hauptmasse ihres Zellleibes nach der Seite hin drängt, so kann man bald erkennen, dass es zum vollständigen Bruch zwischen ihnen kommt. Unter Einziehung der zuletzt noch das Gefüge aufrecht erhaltenden Zipfel runden sie sich ab und haben nun eine ausgesprochene Seitenlage (Taf. I, Fig. 1—4, Taf. II, Fig. 5[b]). Sie schmiegen sich an das Mesoderm I an und werden in der Tat selbst zu Mesoderm. Ihre am Ende des Stadiums eintretende Teilung erfolgt, wie zu erwarten, unter genauer Anpassung an die Rundung der Furchungshöhle. Hierbei ist es bemerkenswert, dass die Spindeln, gleichwie die des Mesoderms, eine Steigung nach vorn und oben aufweisen. Dadurch ist schon das Zustandekommen der Rhombusform nach der Teilung garantiert (Fig. 3 u. Taf. II, Fig. 7[b]).



Fig. 3. Innengruppen zu Fig. 7a auf Taf. II. M = Mesoderm.

Schon lange vor den D-zellen kommen die vier stattlichen Bauchzellen zur Durchschnürung. Meist sind es zuerst die mittleren cII1 und γII1, die sich, wie vordem ihre Mutterzellen, schräg nach aussen teilen. In ihrer Ausdehnung nach vorn behindert, erstrecken sie sich weit nach hinten, und für kurze Zeit sehen wir alsdann die rundliche Bogenform in eine spitze übergehen. cII1′ und γII1′ behalten Fühlung in der Mittellinie. Für letztere bietet sich wegen der linksseitig um μ verkürzten Schwanzzellenreihe eine freiere Lage. Sie tritt daher weiter nach rückwärts hervor als cII1′ und verdeckt diese meist in geringerem Grade. Die beiden äusseren Bauchzellen schnüren sich transversal durch. Begann sich aber schon vorher bei der Teilung ihrer Schwestern Platzmangel fühlbar zu machen, für den vorübergehend ein Ausgleich geschaffen wurde durch Streckung der Elemente nach hinten, so sehen wir jetzt die Raumverhältnisse in der Ebene noch ungünstiger werden. Wie überall, wo es sich um Erzielung der kleinsten Flächen handelte, so beobachten wir auch hier das Zustandekommen der Rhombenbildung. Zuerst gewahrt man, wie die vorletzten Zellen cII1″ und γII1″ eine nach innen vertiefte Lage einnehmen, und nachdem auch cII2″ und γII2″ ihrem Vorgang gefolgt sind, finden wir in dem jetzt wieder abgerundeten Bogen abwechselnd ein Glied hoch und das nächste tief d. h. in der Furchungshöhle gelegen. Stark vorspringend erscheinen uns die Mittelzellen cII1′ und γII1′. Ihre fast versteckten Nachbarinnen bieten nur noch einen schmalen, schräg nach

aussen verlaufenden Streifen der Oberfläche dar. Nicht ganz so, wie die Mittelzellen, stärker aber als die äussersten, treten die dritten des Bogens, cII2′ und γII2′, hervor (Taf. I, Fig. 3^a, 4^a Taf. II, Fig. 5^a). Eine Zeit lang verbleiben sie so in ihrer dominierenden Stellung am hinteren Rande der Bauchspalte. Dann allmählich sieht man auch sie in das Innere hinabgleiten, und Schritt um Schritt nimmt das Ektoderm die aufgegebenen Positionen ein. Allen voran die Zellen xII, die über cII2″ und γII2″ und oft vorher schon teilweise über deren Mutterzellen cII2 bezw. γII2 hinwegtreten. Sie entfalten ihre Tätigkeit fortan am Rande der Bauchspalte und tragen wesentlich zu deren Verschluss bei (Taf. II Fig. 5^a—8^a).

Überall begegneten wir bisher lebhafter Zellenvermehrung, nur die beiden Geschlechtszellen machen, wie oben bereits angeführt, eine Ausnahme. Obwohl die Nachkommen der letzten somatischen Zelle D auf 8 herangewachsen sind, bleiben sie unverändert. Nichts deutet darauf hin, dass sie ihre Zahl vermehren wollen, und — ich betone nochmals — es tritt dieser Vorgang auch nicht ein, soweit sich der Embryo überhaupt untersuchen lässt. GI und GII sind jetzt weitaus die grössten Zellen. Mitten im Zentrum der Bauchseite gelegen, ragten sie im Stadium CII noch ansehnlich über das Niveau der übrigen Blastomeren hervor. Aber auch sie haben gleichwie der Doppelbogen das Bestreben, immer mehr in die Tiefe hinabzugleiten. Bald ist es die hintere, meist aber die vordere, die ihrer Schwester etwas voraneilt. Doch lange noch gehören Reste, besonders der hinteren, wenn auch in bedeutend vertiefter Stellung der Oberfläche an.

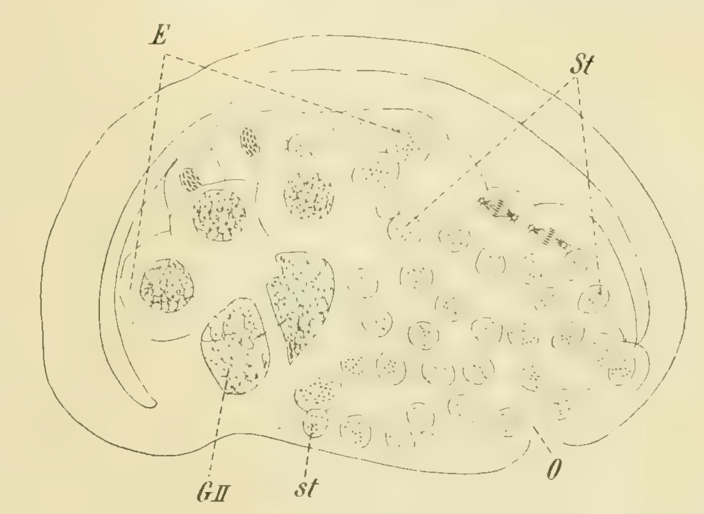


Fig. 4. Optischer Medianschnitt.

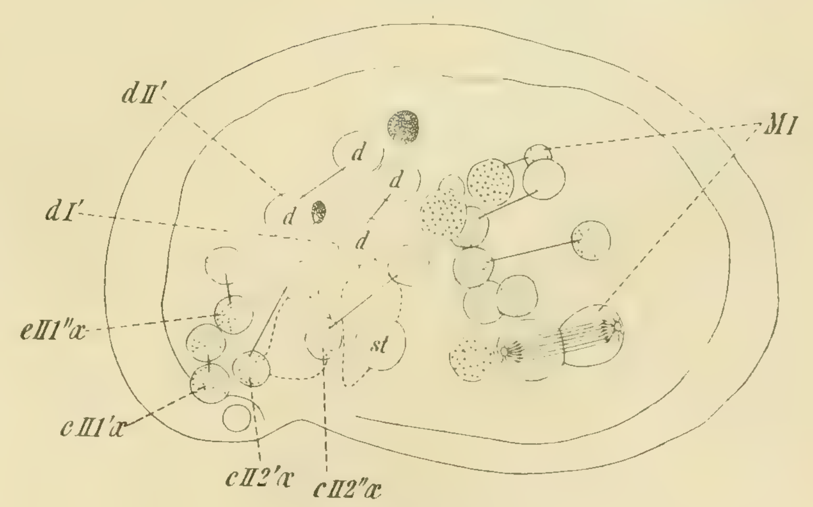


Fig. 5. Innere Zellgruppen der rechten Seitenregion.

Das Entoderm, dem bisher ein grosser Raum zur Verfügung stand, wird nun mehr und mehr auf einen bestimmten Platz gedrängt und zwar nach dem hinteren, oberen Teil der Bauchhöhle (Fig. 4). Dadurch geht auch seine letzte Beziehung zur Aussenwelt verloren. Einerseits das Versinken der Zellen an der Bauchspalte und besonders der Geschlechtszellen, andrerseits

die Einstülpung des Stomatodäums haben dies bewirkt. Von seinen 8 Zellen erwähne ich nur die beiden hintersten. Dieselben fügen sich zwischen die inneren Glieder der zersprengten D-Gruppe ein und vervollständigen gleichsam wieder den Bogen (Taf. II, Fig. 5^{b}). Die Teilung der Darmzellen erleidet eine beträchtliche Verzögerung, sie kommen meist als letzte an die Reihe. Die Zahl der Familienglieder erhöht sich dadurch auf 16.

Entsprechend der Rhombenform mit ihrer Anordnung der 4 Blastomeren in zwei Etagen, kommt auch nach der Teilung der Mesodermzellen, die wiederum in der Längsrichtung erfolgt, eine 8zellige Doppelreihe jederseits zu stande. Nach hinten steht sie mit den Gliedern der D-Gruppe in scheinbar inniger Verbindung, gegenüber dem Stomatodäum und Entoderm bleibt jedoch ein feiner Spalt als Grenze bestehen (Fig. 3, 5 u. 6, Taf. II, 5^{b} u. 7^{b}).

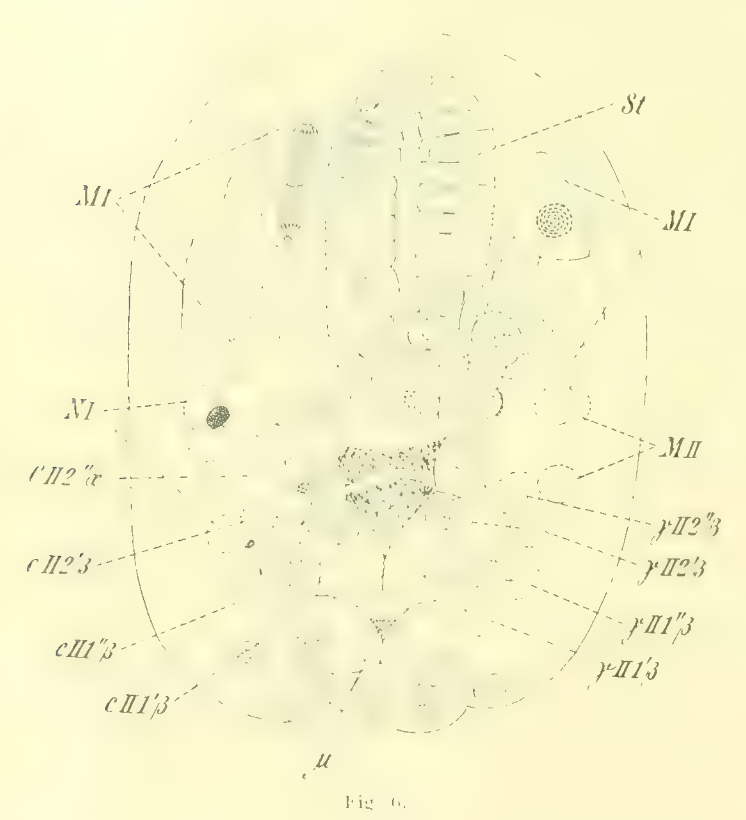


Fig. 6.

Von den 8 Zellen des Stomatodäums, die anfänglich einen Spitzbogen bildeten, schlossen sich die 4 vorderen zusammen und zeigten die Neigung in die Tiefe zu wandern. Diesem Verhalten passten sich alsdann auch die vorletzten stII1 und στII1 an. Hartnäckig behaupteten dagegen ihren Platz an der Oberfläche die beiden letzten durch ihre Grösse ausgezeichneten Stomatoblasten stII2 und στII2. Anfänglich in einiger Entfernung zur Seite der vorderen Geschlechtszelle gelegen, traten sie bei zunehmender Verengerung der Bauchspalte mit ihr in Berührung, um schliesslich sich in den beiderseitigen Fugen zwischen GI und GII einzulagern. Ein eigentliches Darüberschieben der 4 hinteren über die 4 vorderen Stomatoblasten und Bildung einer zweiten Etage, wie zur Strassen (4. pag. 94) beschreibt, tritt somit nicht ein. Die Teilung, die schon weit früher als die des Mesoderms einsetzt, erfolgt bei allen in der Richtung der embryonalen Längsachse (Taf. I, Fig. 2). Die Zunahme der Blastomeren führt zur Übereinanderlagerung und Bildung zweier Zellplatten, zwischen denen sich die klaffende Mundspalte einsenkt. stII2′ und στII2′, die vorderen Tochterzellen der hintersten Stomatoblasten, nehmen bald eine tiefere Lage ein, sie schliessen sich allmählich aneinander und bewirken dadurch eine Isolierung der Mundspalte, deren rückwärtigen Abschluss sie bilden. Die hinteren stII2″ und στII2″ halten vorerst noch an der Lage ihrer Mutterzellen fest — στII2″ meist etwas weiter nach vorn verlagert als stII2″, — um dann über der versinkenden GI gleichfalls in gegenseitige Berührung zu treten (Taf. II, Fig. 6^{a}, 7^{a} u. 8^{a}). Schon jetzt aber sieht man vom Rande her das Ektoderm über sie hinwegwachsen und langsam verschwinden auch sie von der Oberfläche.

Orientierung.

Der Embryo besitzt jetzt, von oben gesehen, eine stumpf-elliptische, abgerundete Form. Die im Stadium CII noch bestehende Einbuchtung zur Seite der Schwanzzellen ist nahezu gänzlich geschwunden. Es ist dies im wesentlichen auf die Teilung der Grosszellen a zurückzuführen, deren untere Tochterzellen fast die ganze Lücke ausfüllen. Die Rückenfläche erweist sich als eine Wölbung, deren höchster Punkt in der Gegend der Kleinzellen a liegt. An dieser Stelle sieht man auch ohne scharfe Grenze die hellere Region der jetzt grösser erscheinenden Zellen des Hinterteils in die durch Verdichtung ihrer Elemente dunkler gefärbte vordere übergehen. Die Bauchseite ist flach, in der Mittellinie vertieft. Vorn lässt sie die Mundrinne erkennen, die von der Stirnseite aus einen beträchtlichen Einschnitt darstellt und ihre hintere Begrenzung durch die vorletzten und letzten Stomatoblasten findet; jenseits derselben am Boden einer Einsenkung die fast völlig verdeckten Geschlechtszellen, von denen meist nur noch ein Teil der hinteren durch die nahezu geschlossene Bauchspalte sichtbar ist. Gemäss der mittleren Vertiefung springt das Ektoderm am Rande der Bauchfläche wulstartig vor, was besonders von hinten aus zu erkennen ist. Die tiefste Position am Hinterende nahmen im Stadium CII die beiden mittleren Bauchzellen, cII1 und γII1, ein und zu Anfang des jetzigen die beiden inneren Tochterzellen derselben. Nach dem Versinken des Bogens traten dann die unteren Mikromeren an ihre Stelle. Ihnen reihen sich jetzt seitlich unsere bekannten Glieder des hinteren Ektodermrandes an, die somit unmittelbar an die Bauchspalte herangetreten sind, zunächst für kurze Zeit uγIIβ, welche aber bald wieder bei der zunehmenden Verengerung ausscheidet, dafür tritt dann ihre Nachbarin kbII ein, an die sich nach vorn xII anschliesst. Die ektodermale Begrenzung der Bauchspalte bis zum Stomatodäum wird durch 3—4 Blastomeren vervollständigt, die sich gleich xII soeben anschicken, die letzten Stomatoblasten von der Oberfläche zu verdrängen.

Am Schlusse unseres Stadiums gehören nur noch zwei Hauptgruppen der äusseren Hülle an, und sie allein vermögen den Anspruch auf Bezeichnung als ektodermale Glieder zu erheben. Die Nachkömmlinge von AB wurden stets als solche angesehen. Ebenso wurde bisher der Gruppe C dieses Recht eingeräumt, wie wir indes jetzt wissen in irrtümlicher Weise. Denn nur ihre als „Schwanzzellen“ bezeichnete Hälfte erkennen wir als ektodermal an und betrachten die andere, die „Bauchzellen“, als mesodermal.

Stadium CCII—CCCCII.

Das Ektoderm geht jetzt zur neuen Teilung über, es zeigt sich somit der Beginn des Stadiums CCII—CCCCII an. Wiederum sind seine Spindeln längsgestellt, wie es ja bei dem jetzt anfangenden Längenwachstum besonders zweckmässig erscheint, und wiederum teilen sich die Zellen des hinteren Randes zuletzt. Die Grosszellen a bekunden nichts abweichendes gegen-

über ihrem früheren Verhalten. Sie fallen nach wie vor durch ihre Grösse auf und stellen jetzt jederseits der Schwanzzellen eine langgestreckte Reihe von 4 Zellen dar. Von den 4 ka-Zellen teilen sich die vorderen karI und kaII in der Richtung der embryonalen Längsachse, die beiden hinteren nach vorn konvergierend. Sie bilden im Verein mit den y-Zellen die jederseits 8 Glieder zählen, einen die Schwanzregion fast völlig umschliessenden Gürtel. Die Lage von uyIIβ ist insofern von Interesse, als diese Zelle den unteren Abschluss der ga-Reihe bewirkt und gleichsam zu deren Verlängerung beiträgt (Taf. II, Fig. 8^b, 8^c u. 9). Das unterste Glied der 4-zelligen kb-Reihe, kbIIβ, nimmt jetzt die Stelle ihrer Mutterzelle am Rande der Bauchspalte ein. Die Grosszellen b scheinen uns gegenüber den Grosszellen a an Masse erheblich eingebüsst zu haben. Die Zelle xII teilt sich entsprechend ihrer vollkommen ventralen Lage longitudinal, dadurch ist ihren beiden Töchtern gleichfalls eine Position an der Bauchspalte gesichert. Ihre mehr seitlich gelegene Schwester xI bekundet den gleichen Spindelverlauf wie die Parallelreihen b und y. Es scheint mir, als wenn ihre Teilung eine ungleiche wäre. Wenigstens ist mir eine Zelle, die ich für ihre untere Tochter ansehe, in einer Reihe von Bildern durch ihren kleinen, leuchtenden Kern aufgefallen, den man im ersten Augenblick für einen Chromatinpunkt zu halten versucht wäre (Taf. III, Fig. 11).

Schon etwas früher als bei den Grosszellen a beginnt auch bei den Makromeren der Durchschnürungsprozess. Gleich jenen und gleich ihrer eigenen früheren Gepflogenheit teilen sie sich in der Längsrichtung. Sie erhöhen ihre Zahl auf je 4 und bewirken dadurch eine Streckung der wohlgeordneten Doppelreihe (Taf. II, Fig. 7^c).

Eigenartig verläuft wieder der Prozess bei den Mikromeren. Wir trafen sie zuletzt derart gestellt, dass die drei grösseren ein gleichschenkliges Dreieck bildeten, dessen nach oben gerichtete Spitze die median gelegene Zelle cI2′ und dessen Basis cI2″ und γI2″ darstellten. Vor der Mitte der beiden letzteren lag in vertiefter Stellung die kleine Zelle μ. Während sich jetzt die Glieder des Dreiecks bereits zur Teilung anschicken, zeigt die Zelle μ noch keine Lust dazu. Ihr Kern erscheint zu dieser Zeit geradezu minimal gegenüber denjenigen ihrer Geschwister. Die Zellen der Basis stellen ihre Spindeln radiär zum Mittelpunkte des Dreiecks ein. Ihre inneren Teilungsprodukte bleiben daher in Berührung, die äusseren dagegen divergieren. Die Zelle der Spitze teilt sich in der Querrichtung, ihre Töchter lagern sich zu beiden Seiten der Mittellinie. Gemäss der Formation der Makromeren nimmt die rechte eine höhere Lage ein als die linke (Taf. II, Fig. 8—10).

Nun beginnt eine bedeutende Epoche in der Gestaltung des Embryo, es vollzieht sich jetzt ein gänzlicher Umschwung in seinen Formen. Allmählich sehen wir die hellen Zellen der hinteren, oberen Region sich abplatten, wodurch sie noch wesentlich an Helligkeit gewinnen. Auf der Bauchseite hingegen macht sich das umgekehrte Verhältnis geltend. Hier finden wir Zellen in gedrängter Position besonders in quer über die Geschlechtszellen verlaufender Richtung. Die so erzielte Vergrösserung der Rücken- und Verkleinerung der Bauchfläche hat zur Folge, dass sich der Embryo nach der Bauchseite hin zusammenkrümmt. Gleichmässig mit diesen Vorgängen treten mächtige Zellverschiebungen auf, die unser bekanntes Zellenmosaik total und so rasch verändern, dass es die grösste Sorgfalt erheischt, wenn man sich zur Erläuterung der Bilder unsere bisherigen Feststellungen noch nutzbar machen will. Der Hauptantrieb zur ganzen Bewegung scheint von der kaudalen Region auszugehen. Wir fanden ihre Glieder zuletzt in reihenweiser, paralleler Anordnung, median die Doppelreihe, deren rechte

Seite stets höher lag, beiderseits flankiert durch je vier mächtige ga-Zellen und uyIIβ (Taf. III, Fig. 11). Jetzt tritt ein äusserst spannender Vorgang ein, dem wir bisher in ähnlicher Weise noch nicht begegnet sind. Entgegen dem Berthold-Plateauschen Gesetze sehen wir die stumpfen Berührungswinkel der Zellen der Doppelreihe medianwärts in spitze übergehen. Dadurch kommt ein inniges Ineinandergreifen der beiden Reihen zu stande. Immer länger strecken sich die keilartigen Zipfel, bis sie zuletzt gegen die in fester Stellung befindliche ga-Reihe der Gegenseite anstossen (Taf. III, Fig. 12[b] u. [c]). Aber auch jetzt ist der Prozess noch nicht beendet. Die fortgesetzte Plasmaströmung führt zu einer zunehmenden Verdickung der Spitze, bis zuletzt die Zellen eine bandförmige Gestalt erhalten. Wir sehen jetzt die Grosszellen a unverändert in ihrer alten Formation und dazwischen gleich Spangen von einer Reihe zur anderen hinübergreifend die ehemaligen Glieder der Doppelreihe (Taf. III, Fig. 13[a]).

Ich füge hier ein, dass zur Strassen (5) bereits früher einen ähnlichen Vorgang bei anderen Nematoden beobachtet hat. Er beschreibt ihn, wie folgt:

„Bei Nematoxys, Oxyuris, Angiostomum, Strongylus paradoxus und filaria beobachtete ich ein entsprechendes Auftreten grosser, flacher Rückenzellen, deren quere Grenzen zu einer gewissen Zeit eine Segmentierung des Körpers vorzutäuschen vermögen. Besonders klar kann man den Vorgang bei Strongylus filaria verfolgen. Hier trägt der schon kleinzellige und ventral gekrümmte Embryo auf seinem Rücken eine Doppelreihe von jederseits sechs riesigen, dunkelkörnigen, stark vorspringenden Zellen, deren Umfang sich nach dem Schwanzende zu allmählich vermindert. Indem diese Zellen sich ineinander schieben, kommt eine einfache dorsale Reihe grosser spangenförmiger Zellen zu Stande."

Zwei aus jener Zeit stammende Skizzen (Taf. IV, Fig. 14 u. 15), die den Embryo von Strongylus filaria vor und nach Ablauf des Prozesses darstellen, sind mir in gütigster Weise vom Herrn Verfasser für meine Arbeit zur Verfügung gestellt worden. Ich rechne es mir zur hohen Ehre an, sie der Öffentlichkeit übergeben zu dürfen, und spreche ihm hierfür meinen verbindlichsten Dank aus.

Doch wie merkwürdig! Lag nicht stets die rechte Seite etwas höher als die linke? Erkannten wir dies nicht leicht an den höher gelegenen Kernen? Jetzt zwar finden wir die letzteren auch noch alternierend zu beiden Seiten, doch umgekehrt liegen die zur linken höher als die zur rechten. Wie erklärt sich dies? Ganz einfach dadurch, dass sie auf die entgegengesetzte Seite hinübergewandert sind. Sie waren es nämlich, die den aktiven Teil des ganzen Prozesses darstellten, während das Plasma eine passive Rolle zu spielen schien. Zunächst rückten sie aus ihrer seitlichen Stellung mehr oder weniger gleichmässig gegen die Mitte heran. Vor ihnen erweiterten sich die Zellen in der angegebenen Keilform. Mehrmals habe ich sie so auf ihrer Wanderung überrascht, während sie gerade im Begriff standen, die Mittellinie zu passieren; sie waren dann nahezu in einer einzigen Reihe gelagert (Taf. III, Fig. 12[b] u. [c]). Am vollkommensten zeigte sich der Vorgang in der achtzelligen Makromerengruppe, weniger ausgeprägt bei den 6 Mikromeren, besonders den beiden untersten, die, obwohl sie anfangs getrennt lagen, nachträglich in gegenseitige Berührung getreten sind. Auffallenderweise setzt sich der Prozess auch nach vorn hin fort — und hier macht sich ein Unterschied gegenüber zur Strassens Beobachtungen an Strongylus filaria geltend (Taf. IV, Fig. 14 u. 15). Ganz scharf endet dort die einzellige Rückenreihe, ja sie scheint sogar hier ihre grösste Stärke zu haben. — Zunächst beteiligen sich die Zellen kalIIβ und karIIβ und dann meist noch 3 oder

4 Ektodermzellen. Während man bei ersteren die Kerne regelmässig in seitlicher Stellung antrifft, bleiben sie bei letzteren in der Mittellinie liegen. Es wäre wohl nicht leicht, die einzelnen Zellen rasch und mit Sicherheit zu erkennen, wenn uns nicht ein gutes Hilfsmittel gegeben wäre und zwar in der Position der Zellen k a r IIα und k a l IIα. Ursprünglich nahe der Mittellinie gelegen, jedoch ohne gegenseitige Fühlung, wurden sie bei den beschriebenen Vorgängen mehr nach der Seite verdrängt, wo ihnen durch g a r I a resp. γ a l I α der Weg versperrt war. Sie blieben daher in den Grenzfurchen liegen, welche die Doppelreihe von den g a-Zellen scheiden, und zwar an der Stelle, wo k a l II β und c I 1′ aneinanderstossen. Da sie sich obendrein durch geringe Grösse auszeichnen und einen kleinen, aber stark markierten Kern besitzen, so sind sie unschwer zu erkennen (Taf. III, Fig. 11[b], 12[b], 13[a]). Die beiden äusseren Enkelpaare der k a-Zellen nehmen an der allgemeinen Abplattung teil und gelangen dadurch zu grösserem Umfang. Sie vermögen sonach einigermassen ebenbürtig die g a-Reihe zu verlängern, die unter Zurechnung von u y II 2 jetzt auf 7 Glieder gewachsen ist. Dieser Reihe schliessen sich nach aussen zu die übrigen 7 y an. Sie erscheinen jetzt infolge ihrer Abflachung gleichfalls in respektabler Grösse. Da sie eine ausgesprochene seitliche Lage einnehmen, so sehen wir mit der wachsenden Krümmung des Embryo ihre nach unten auslaufenden Spitzen gegen den Krümmungsmittelpunkt gerichtet. Dadurch aber erhält ihr Gesamtbild ein fächerartiges Aussehen (Taf. III, Fig. 13[e]).

Für die Beurteilung der benachbarten b-Reihen habe ich keine völlige Sicherheit erlangt. Bezüglich ihrer untersten Glieder k b r II β und k b l II β, welche seitlich von den Mikromeren c I 2″ und γ I 2″ lagen, nehme ich an, dass sie ihre Stellung auch fernerhin behaupten. Ihre kleineren Schwestern vermag ich bei älteren Embryonen nicht recht wiederzuerkennen. Man sieht dann eine ganze Schar kleiner Zellen, die durch die herrannahenden y mehr und mehr zusammengedrängt werden. Die Grosszellen b fand ich bei jüngeren Eiern in der Vierzahl als grosse, deutlich sichtbare Zellen an der gewohnten Stelle. Bei älteren dagegen schienen sie sich von ihren kleineren Stammesverwandten losgelöst zu haben und gegen das Vorderende hin gewandert zu sein (Taf. III, Fig. 13[c]). Wir lassen sie zunächst unbeachtet, um uns mit dem Ektoderm im allgemeinen zu beschäftigen, werden aber gelegentlich dabei auf sie zurückkommen.

Mit dem Eintritt der Krümmung des Embryo beobachteten wir eine Einengung der Zellen seiner Bauchfläche. Ihre vorher wohlgestalteten, hexagonalen Formen gehen dadurch in nahezu quadratische über. Wir finden so 5—6 mehr oder weniger gerade, längs verlaufende Reihen beiderseits der Mundspalte. Später sieht man die Zellen vielfach sogar breiter als lang werden. Die ursprünglich runden Kerne nehmen dadurch eine queroblonge Form an (Taf. III, Fig. 13[b]). Die Bauchspalte, die wir zuletzt schon stark verengt fanden, kommt jetzt durch Aneinanderrücken der Zellen x II α und x II β der rechten und linken Seite in der Mittellinie zum Verschluss. Rasch tritt auch das benachbarte Ektoderm über den letzten Stomatoblasten zusammen und verstärkt so die hintere Begrenzung der Mundspalte. Auffällig wird mir hier jedesmal eine links am hinteren Ende der Mundspalte gelegene grosse Ektodermzelle mit mächtigem Kern, deren nähere Bestimmung ich nicht zu ergründen vermochte. Sicher ist, dass sie ihre Spindel in der Längsrichtung einstellt etwas gegen die Mundspalte gewendet, und ferner, dass ihre Teilung zwischen meine Fig. 12[a] und 13[b] auf Tafel III zu verlegen ist. Ich nenne sie z. Da in Figur 13[b] jedoch eine ähnliche Zelle mit grossem Kern in übereinstimmender Lage mit z

gefunden wird, so gehe ich wohl nicht fehl, sie als eine Tochterzelle derselben anzusprechen, und lege ihr daher, wenn ich auch die Unsicherheit zugeben muss, die Bezeichnung zII bei; denn ich vermute, dass ihre sicher kleinere Schwester nach vorn zu liegt, die dann zI zu benennen wäre.

Infolge der Zellabplattungen streckt sich das Hinterteil und erhält dadurch ein schmäleres Aussehen. Das Vorderende hingegen nimmt durch die fortgesetzten Zellanhäufungen an Dicke zu. Besonders in seinen Seitenteilen findet eine beträchtliche Übereinanderschiebung von Zellen statt. Es entstehen so vorspringende Lappen, die sog. Kopfwülste. Fassen wir diese jedoch genau ins Auge, so entdecken wir noch ungemein feine Zellen über ihnen. Sie sind sehr hell und stark abgeflacht, dadurch heben sie sich nur schwach von dem wegen seiner Dichtigkeit intensiv gefärbten Zellenlager ab. Sie werden am besten in der Ansicht von hinten oder vorn erkannt und stellen sich dann als kristallhelle, schmale, langgestreckte Sichelzellen mit spindelförmigen Kernen dar, die der Aussenseite der Kopfwülste auflagern (Taf. IV, Fig. 20^b bei s). Es sind dies jene Zellen, welche zur Strassen (4. pag. 95) entdeckte und als vom sekundären Ektoderm abstammend annahm. Meine bisherigen Darstellungen lassen keinen Zweifel darüber aufkommen, dass dies nicht der Fall ist. Sie gehören vielmehr alle dem primären Ektoderm an. Wir sahen ferner die Grosszellen b (Taf. III, Fig. 13^e) wohl in Berührung mit der y-Reihe stehend, aber schon stark nach vorn verlagert. Eine kleine Verschiebung noch und ihre Lage würde alsdann der jener flachen Zellen entsprechen. Ich irre wohl nicht, wenn ich die Grosszellen b ihnen zurechne. Aber ausser diesen, deren Zahl zur Zeit 4 betragen muss, finde ich noch einige andere Zellen, besonders nach oben hin, die mit den gleichen Eigenschaften ausgestattet sind. Es müssen sich also, gleichwie in der Rückenreihe, auch seitlich derselben noch einige Ektodermzellen an dem Abplattungsprozess beteiligt haben.

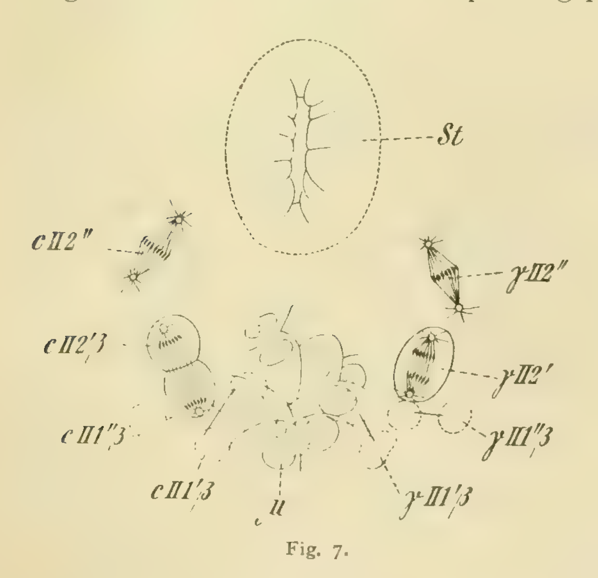


Fig. 7.

Wir wenden uns nun den inneren Zellgruppen zu. Noch vor Verschluss der Bauchspalte beginnen die Bauchzellen oder, wie wir jetzt sagen können, das Mesoderm III sich zu teilen. Seine Spindeln sind schräg aufwärts gerichtet, infolgedessen kommt es zu rhombischer Anordnung seiner Teilungsprodukte. Das vordere Zellenpaar jeder Seite kommt meist erst zur Durchschnürung, wenn die Bauchspalte geschlossen ist (Fig. 7 und Taf. II, Fig. 7^b).

Hinter cII2″ und γII2″ eingefügt liegt die Zelle μ. Sie scheint sich allmählich zwischen ihre Nachbarinnen einzudrängen und deren vollständige Trennung herbeizuführen. Wie schon oben erwähnt, bleibt sie in ihrer Entwicklung gegenüber ihren Verwandten zurück. Lange nachdem jene ihre Teilung beendet haben, sieht man ihren Kern zu beträchtlicher Grösse heranwachsen. Leider vermochte ich sie nicht in Teilung zu finden und erkenne daher ihre Nachkommenschaft auf späteren Bildern nicht wieder. Berücksichtige ich jedoch ihre ektodermale Abstammung, ihr von Anfang an spezifisches Verhalten, ihre mediane Stellung genau unterhalb der letzten

Darmzellen, die sich sogar zu ihr herunter zu neigen scheinen, und zuletzt ihre gleich jenen sehr verspätete Teilung, so möchte ich es für sehr wahrscheinlich halten, dass aus ihr der After seine Entstehung nimmt.

Unsere bisherige D-Gruppe, das Mesoderm II, welches zuletzt jederseits des Darmes und der Geschlechtszellen eine 4-zellige Platte bildete, gelangt wieder sehr spät zur Teilung, ebenso der Darm. Beide erhöhen dadurch ihre Gliederzahl auf 16.

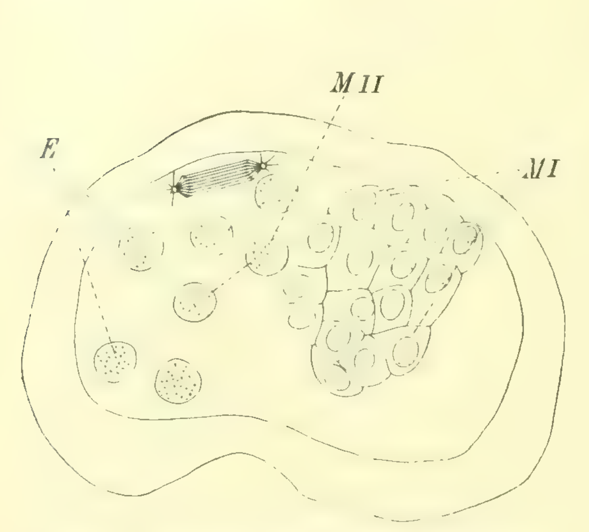


Fig. 8. Längsschnitt durch die rechte Seitenregion.

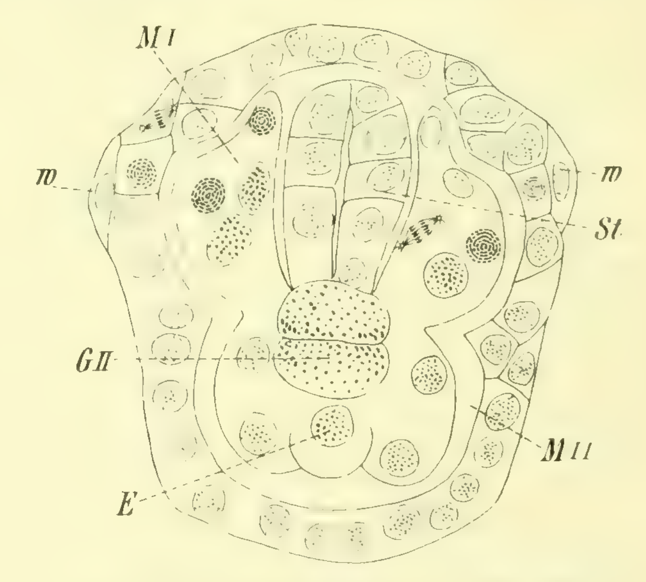


Fig. 9. Optischer Horizontalschnitt aus der Körpermitte. w = Kopfwulst.

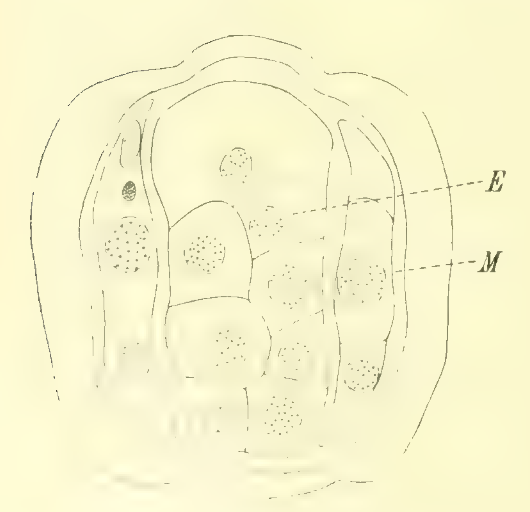


Fig. 10. Optischer Horizontalschnitt aus der Rückenregion.

Dem Mesoderm II schliesst sich nach vorn das Mesoderm I an. In Fig. 8 habe ich die durch erneute Teilung dichtgedrängte 16-zellige Platte der rechten Seite abgebildet, während M II noch in der Teilung zurück ist. Erleichtert schon diese zeitliche Differenz die Auszählung der Blastomeren, so wird dieselbe weiter dadurch wesentlich begünstigt, dass deutliche Räume der Furchungshöhle eine scharfe Begrenzung gegenüber dem Stomatodäum und dem Ektoderm erkennen lassen (Fig. 9, 10).

Mit der wachsenden Konzentration des Ektoderms hat auch die Mundspalte eine bedeutende Verengerung erfahren. Dieselbe schreitet von hinten nach vorn hin fort, bis zuletzt nur noch eine enge, trichterförmige Öffnung besteht, der Mund. Dieser liegt jetzt nicht mehr ventral, sondern genau am Vorderpol. Boveri (2, pag. 31) beschreibt den Vorgang in ähnlicher Weise. Dagegen steht die geschilderte Bildung des Mundes nicht im Einklang mit zur Strassens (6) Beobachtung an Bradynema rigidum, dass derselbe aus einer spontanen Einsenkung am Kopfende hervorgehe. Vielleicht verläuft der Vorgang dort anders,

oder ist auch das ungünstige Objekt nicht geeignet, denselben klar erkennen zu lassen. Da, wie bisher die beiderseitigen Stomatodäumsplatten an ihren Rändern zusammenstossen, so stellt sich uns jetzt das Stomatodäum als ein seitlich plattgedrücktes Rohr mit enger Eingangsöffnung dar, an das sich deutlich abgesetzt der Darm anschliesst (Fig. 11, Taf. III, Fig. 13g). Eine leichte Einschnürung kurz vor dem hinteren Ende des Rohres, die besonders deutlich von oben zu sehen ist, wie es Fig. 12 zeigt, führt zur Sonderung mehrerer offenbar zum Stomatodäum

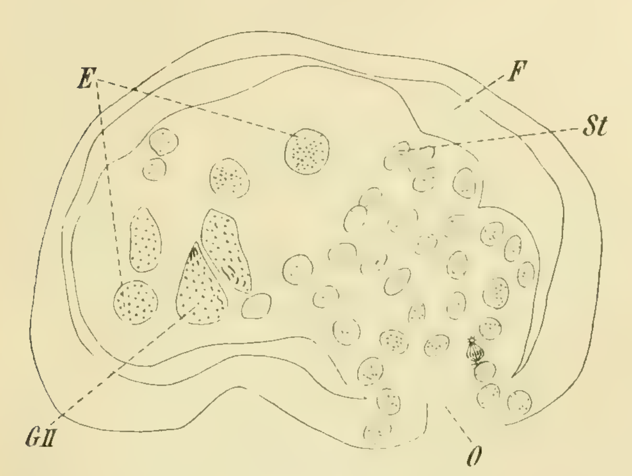


Fig. 11. Medianer Längsschnitt. Eine Platte des Stom. darstellend. O = Mund, F = Furchungshöhle.

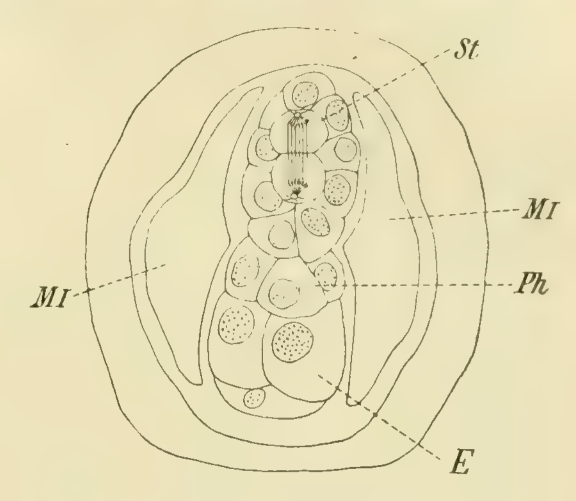


Fig. 12. Schnitt durch die Kopfregion; von vorn und oben. Ph = Pharyngealbulbus?

gehöriger Zellen. Es ist wohl anzunehmen, dass sich der Pharyngealbulbus aus ihnen entwickeln wird. Betrachten wir uns nun das Stomatodäum in seiner Gesamtheit (Fig. 11), so fällt uns sein ausserordentlicher Zellenreichtum auf, den wir nach unserer Schätzung nicht erwarten sollten. Statt 32 finden wir fast die doppelte Zahl. Worauf diese zurückzuführen ist, ob auf eine rasch sich wiederholende Teilung, an der aber bestimmt die letzten Stomatoblasten nicht teilgenommen haben, oder auf eine Vermehrung durch eingedrungene Ektodermzellen — worauf schon Boveri (2. pag. 30) hinwies —, vermag ich mit Sicherheit nicht zu entscheiden, da mir eine genaue Kenntnis der umgebenden Ektoblasten fehlt. Zweifellos senkt sich das Ektoderm etwas in die Mundspalte hinein, und es mag immerhin zur Bildung der vordersten Mundabschnitte Verwendung finden, vielleicht auch nur zur Auskleidung der Mundhöhle.

Die Geschlechtszellen sind weit ins Innere vorgerückt, die vordere befindet sich noch in höherer Position als die hintere. Nach vorn werden sie vom Stomatodäum, nach den Seiten vom Mesoderm II und III und nach oben und hinten vom sich über sie hinwegkrümmenden Darm begrenzt. Zufolge der gerade in der Gegend der Geschlechtszellen am meisten hervortretenden Raumbeengung finden wir sie jetzt etwas von vorn nach hinten zusammengedrückt. Ihre Kerne sind dann oft um das Mehrfache breiter als lang.

Einige der vorbeschriebenen Veränderungen werden uns besonders klar auf optischen Schnitten. Betrachten wir zunächst einen noch ungekrümmten Embryo im medianen Längsschnitt, so vermögen wir, gleichwie in der Dorsalansicht, einen Grössenunterschied zwischen den Zellen des Vorder- und Hinterteils festzustellen. Die Caudalregion mit ihren mächtigen Zellen tritt uns in beträchtlicher Stärke entgegen, dann verjüngt sich die Wand in der Gegend

der ka-Zellen, um gegen den vorderen Pol wieder ein wenig zuzunehmen. Die Rückenlinie ist schön gerundet. Die Bauchlinie dagegen weist eine leichte Schwingung auf. Von dem tiefsten Punkte am Hinterende, den Mikromeren cI2″β und γI2″β erhebt sie sich gegen die Geschlechtszellen und fällt dann allmählich ab bis zum tiefsten Punkte des Vorderendes. Rasch steigt sie wieder an und bildet den Mundausschnitt, in dessen Tiefe man bei exakter Tubuseinstellung die schmale Mundöffnung wahrnimmt. Stomatodäum und Mesoderm I nehmen zu dieser Zeit fast die Hälfte der Furchungshöhle ein, die uns auf Fig. 4 noch als schmaler Streifen zwischen Wand und Innengruppen sichtbar ist. Auf Quer-, sowie Horizontalschnitten tritt uns auch eine räumliche Scheidung der letzteren klar entgegen, besonders sind es die mesodermalen Platten, die sich dadurch scharf hervorheben (Fig. 9 u. 10, Taf. III, Fig. 13[d] u. [g]).

Vergleichen wir hiermit einen Embryo am Ende des Stadiums CCCCII, so können wir mancherlei Veränderungen feststellen (Fig. 11, Taf. IV, Fig. 16[b]). Am Medianschnitt bemerken wir die erhebliche Verdünnung der Schwanzzellen, auch die Rückenwand hat noch eine weitere Schwächung erfahren. Stark hingegen treten die beiden Pole und namentlich der vordere hervor infolge ihrer ansehnlichen Zellenschichtung. Besonders interessante Bilder bieten uns Querschnitte. An allen sehen wir starke Seitenwände, die bei Schnitten aus der Schwanzregion in umfangreichen Ecksteinen ihren oberen Abschluss finden. Es sind dies unsere bekannten Grosszellen a, die, wenn sie auch an der Abflachung teilgenommen haben, dank ihrer ursprünglichen Grösse noch eine ansehnliche Dicke aufweisen. Dazwischen fügt sich in zierlichem Bogen die dünne Rückenwand ein. Die Grenze markiert sich durch eine der Grössendifferenz der benachbarten Zellen entsprechende Einsenkung. Da die Anordnung der Blastomeren in der Längsrichtung aber eine genau reihenweise ist, so finden wir in der Dorsalansicht jederseits der Rückenzellen eine Furche, die schwach am Hinterende beginnt, ihre grösste Stärke in der Makromerengegend erreicht und seicht im Vorderende verläuft (Taf. III, Fig. 13).

Stadium CCCCII—DCCCII.

Ohne auffällige Ruhepause sehen wir das primäre Ektoderm zur nächsten Teilung schreiten, und setzen wir eine gleichmässige Vermehrung auch der übrigen Zellgruppen voraus, so würden wir jetzt allmählich zu einem schätzungsweisen Bestande von 802 Zellen gelangen. Noch bevor dieser ganz erreicht ist, hat der bisher nur leicht gekrümmte Embryo durch fortgesetzte Streckung eine ausgesprochene Wurmform angenommen. Zunächst fällt dieselbe vorwiegend am Hinterteil auf, während das Vorderende seine verdickte Form beibehält. Dadurch kommt vorübergehend eine Kaulquappenform zu stande (Taf. IV, Fig. 19[a]). Die Verlängerung des Hinterteils vollzieht sich auf Kosten seines Umfanges. Die beiderseitigen y-Zellen erstreben nach unten hin eine Annäherung. In gleichem Masse verschmälert sich die ventrale Ektodermplatte, bis sie schliesslich eine einzige, allerdings 2—3-schichtige Zellreihe darstellt. Über dieser scheinen mir, wie in Fig. 20[a] auf Tafel IV abgebildet, zunächst die Spitzen der gegenseitigen y Zellen miteinander in Verbindung zu treten. Dadurch erhält der Embryo besonders an der Bauchseite ein geringeltes Aussehen. Es fällt dies schon am lebenden Embryo auf und auch

Hallez (3) erkannte richtig diese Tatsache, wie seine Fig. 79 und 80 Pl. III beweisen. Ob es zu einer innigen Berührung der y-Zellen in der Mittellinie kommt, vermag ich nicht anzugeben, obwohl mir dieselbe sehr wahrscheinlich ist. Das bisherige Hinterteil steckt jetzt bis auf ein kleines Stück gleichsam in einem Rohr, welches von der dorsalen Schwanzzellen-, den seitlichen ga- und den ventralen y-Reihen gebildet wird. Eine bedeutende Längsstreckung wird nun dadurch erzielt, dass diese sich in der Querrichtung verkürzen und dafür in die Länge ausdehnen. Hiermit ist natürlich auch eine Verschmälerung des Körpers verbunden. Da in der Folge die Entwicklung des Vorderteils bei zunehmender Dichtigkeit seiner Elemente nur eine geringgradige bleibt, so nehmen die das Rohr bildenden Blastomeren den grössten Teil der Körperoberfläche ein. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass sie als Bildner der Haut, wenn auch vielleicht nur des grössten Teiles derselben, aufzufassen sind, und will ich sie daher als „Dermatoblasten“ bezeichnen. Die Frage, inwiefern auch andere Zellpartien auf diese Benennung Anspruch erheben können, vermag ich nicht zu entscheiden, obwohl ich vermute, dass die hellen, flachen Zellen an der Seite des Kopfes, wozu ich unter anderen auch die Grosszellen b rechnete, als Bildner der Kopfhaut in Betracht kommen. Ebenso sind vielleicht am Hinterende noch die eine oder andere Zellgruppe (kb?) an der Hautbildung beteiligt.

Wegen der Anhäufung der Blastomeren ist es nicht möglich am Vorderende volle Klarheit über die Verhältnisse zu gewinnen. In Fig. 20[a], Taf. IV, fällt uns auf der Ventralseite wieder eine Zelle mit mächtigem, vor der Teilung stehendem Kern auf, die in Lage und Aussehen völlig der oben als zII bezeichneten entspricht. Ein Unterschied besteht nur insofern, als wir sie hier innerhalb eines Kreises von 5 Zellen halbverdeckt in vertiefter Stellung erblicken, während jene eine freie Lage besass. Es hat fast den Anschein, als wenn sich eine Öffnung bilden wollte. Entsteht etwa hier der Excretionsporus?

Immer länger wird der Embryo, und, indem nun auch das verdickte Kopfende schlankere Formen annimmt, finden wir ihn bald kreisartig innerhalb der Eischale aufgerollt, so dass das zugespitzte Vorder- und Hinterende sich berühren (Taf. IV, Fig. 21). Genau am Vorderpol liegt die Mundöffnung, die eine bedeutende Verengerung erfahren hat. Infolge der Längsstreckung sehen wir die dichtgedrängten Zellen des Kopfendes spindelförmig ausgezogen mit längs gerichteten Kernen. Eine schmale Reihe von gleichgestalteten, kleinen Zellen an der Bauchseite leitet zu einer etwas stärkeren kleinzelligen Gruppe am Hinterende hinüber. Aber noch bedarf es einer Verlängerung des Embryo um die Hälfte seiner Grösse, bis wir die Anzeichen für eine erneute Teilung in der grosszelligen Region erblicken und zwar merkwürdigerweise diesmal zuerst in der ga-Reihe, während diejenige der y noch zögert. Wie sich erwarten lässt, sind die Spindeln überall längs gestellt. Während es schwierig ist die dorsalen Blastomeren wegen ihrer Feinheit genau zu bestimmen, lassen sich die ga- und y-Reihen noch deutlich mit ihren je 7 Gliedern erkennen (Taf. IV, Fig. 22).

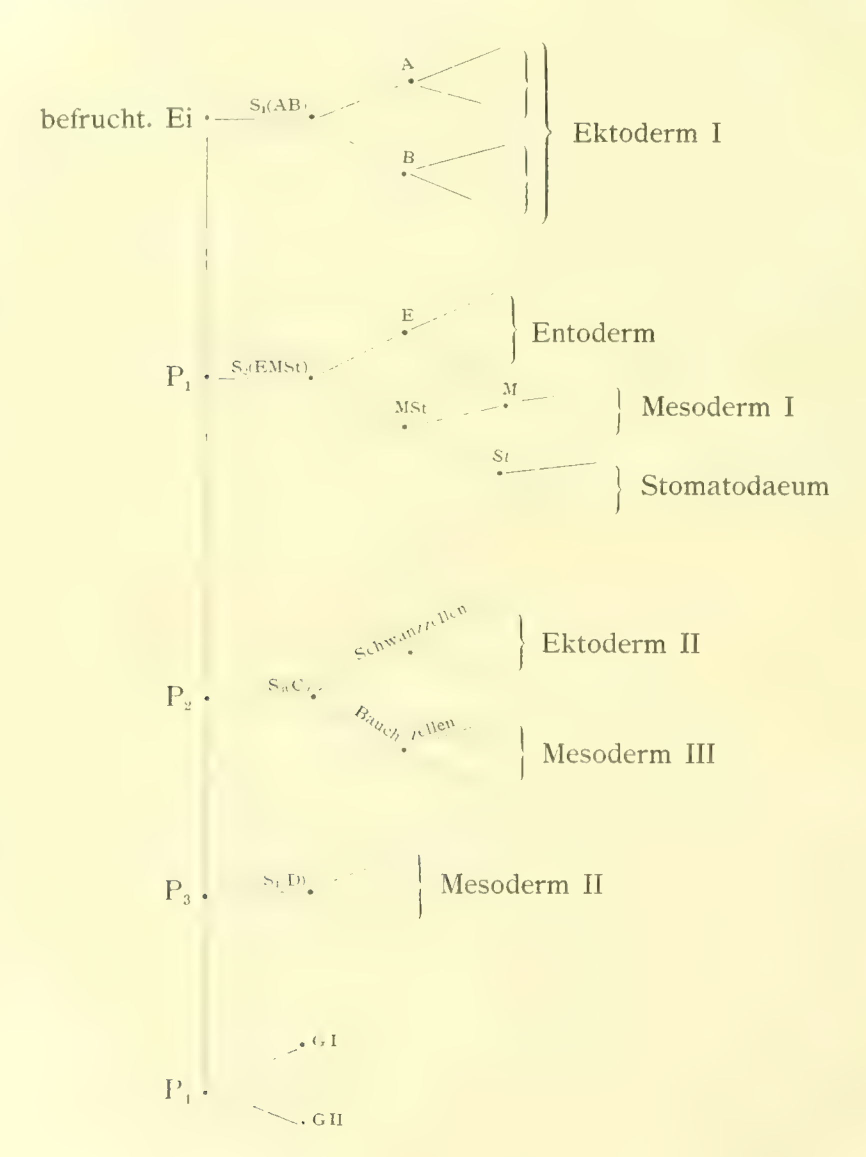
Mit der beschriebenen Längsstreckung haben natürlich auch die inneren Zellgruppen gleichen Schritt gehalten. Das Mesoderm III scheint jetzt jederseits der Medianlinie eine gerade, einfache Reihe von 8 Zellen zu bilden (Taf. IV, Fig. 20[a]). Die drei Mesodermgruppen erleiden eine starke Abplattung, ihre Zellen ziehen sich zu langen Spindeln aus. Da sich die Kerne der Makromerenreihe in seitlicher Stellung befinden, die Rückenfläche aber stark gewölbt ist, so treten uns bei der Ansicht von oben häufig zuerst mesodermale oder entodermale Kerne entgegen, die leicht zu Verwechslungen führen können.

Die Geschlechtszellen liegen, nachdem der Embryo vollständige Wurmform angenommen hat, an der Grenze des zweiten und letzten Drittels der Körperlänge. Noch treten sie stark hervor, aber ihre Grösse hat merklich gegen früher abgenommen.

Darm und Schlund sind gleichfalls lang gestreckt, ihre Berührungsstelle fällt ungefähr mit der Grenze des 1. und 2. Drittels zusammen.

Die Kopfwülste sind um diese Zeit nicht mehr zu erkennen. Der Kopf ist gleichwie der übrige Körper drehrund. Er erscheint etwas stumpfer als das Schwanzende (Taf. IV, Fig. 22).

Zum Schlusse gebe ich das bisherige Entwicklungsschema in der durch meine Untersuchungsergebnisse veränderten Form wieder.



Beitrag zur Teratologie.

Die normale Entwicklung der Askaridenembryonen verläuft stets in der geschilderten Weise. Ich hatte Gelegenheit sie an einer grossen Zahl von Eiern, die verschiedenen Individuen entstammten, nachzuprüfen. Wie schon oben erwähnt, findet man jedoch häufig solche, die ganz auffällige Abweichungen von der Norm verraten. Es können hierbei die sonderbarsten Dinge eintreten. Einzelne Zellgruppen entwickeln sich fast selbständig für sich, während andere in der Bildung zurückbleiben. Dabei kann es zu gänzlich unzeitigen Teilungen kommen, sowohl zu späten als auch oft zu frühen. Daraus ergaben sich dann die mannigfachsten Bilder. Ausserdem führen besonders jüngere Eier eine Fülle verräterischer Chromatinbrocken mit sich. Die Nichtauflösung der letzteren bekundet offenbar eine stark verminderte Arbeitsenergie, ein Unvermögen die definitive Ordnung innerhalb des Zellleibes zustande zu bringen. Es ist erklärlich, dass solche Eier meist nur auf niedrigen Entwicklungsstufen angetroffen werden, sie sind einfach zurückgeblieben und stehen vor ihrem Untergang. Häufig findet man so sämtliche Eier eines Wurmes verändert. Als Ursache sind wohl innere Umstände anzunehmen. Da die resistenten Hüllen einen vorzüglichen Schutz gewähren und selbst in hochprozentigem Alkohol, wie Boveri fand, eine noch treffliche Entwicklung ermöglichen, ferner unter gleichen Bedingungen sich gut entwickelte Eier des einen Individuums neben fehlerhaften eines anderen finden, so können wohl äussere Einflüsse nicht in Frage kommen. Wir haben es mit einem Krankheitszustand zu tun. Stellen wir uns nun vor, die krankmachende Ursache habe nicht so intensiv auf die Eier eingewirkt, ihre Zelltätigkeit sei nur eine verlangsamte geworden, werde aber sonst in korrekter Weise vollführt, so liegt eine blosse Schwäche vor. Es ist leicht denkbar, dass diejenigen Zellen stärker betroffen werden, die noch die grössere Arbeitsleistung zu vollbringen haben. Als solche sind natürlich die Stammzelle nebst ihren nächsten Verwandten anzusehen, die wegen ihrer Masse und ihres Chromatinreichtums ganz anderen Kraftaufwandes bei ihrer Teilung bedürfen als z. B. das kleinzellige Ektoderm. Derartige Eier werden daher als Charakteristikum eine auffallend späte Durchschnürung der jüngeren Zellgruppen aufweisen gegenüber dem schon vorgeschrittenen Ektoderm. Daraus können nun gewisse Störungen resultieren, die nur dem Eingeweihten noch kenntlich werden. Es hat auch nichts merkwürdiges an sich, dass diese Erscheinung, die die geringste Abweichung vom normalen Zustande darstellt, mit einer besonderen Regelmässigkeit in ganzen Eierklumpen wiederkehrt.

Der Zufall wollte es, dass ich an solchen Embryonen meine Untersuchungen begann. Ich hielt sie zuerst für normal. Denn, so viele ich auch ansah, stets fanden sich die gleichen Bilder. Als ich aber dann an die Analyse höherer Stadien herantrat, standen diese im offenbaren Widerspruch hierzu. Ich vermochte nicht aufklärende Zwischenbilder zu erlangen und versuchte, ob ich sie vielleicht unter den Eiern eines anderen Wurmes fände. Aber siehe da, hier lagen die Verhältnisse ganz anders, und Nachprüfungen an Embryonen einer weiteren Anzahl von Würmern ergaben übereinstimmend das gleiche. Als dadurch die Richtigkeit meiner ersten Feststellungen in Zweifel gezogen wurde, sah ich mich veranlasst nach Aufklärung zu suchen. Eine Betrachtung jüngerer Stadien desselben Wurmes liess diese klar als krank erscheinen, während andrerseits die Bilder sehr hoher Stadien wieder mit denen von Eiern der übrigen Würmer übereinstimmten und folglich als gesund gelten mussten. Mit der Erkenntnis dieser Tatsachen glaube ich auch des Rätsels Lösung gefunden zu haben. Offenbar hatte die Krankheit einen hemmenden Einfluss auf die Entwicklung der Eier ausgeübt. Nur den vollkräftigsten, ohne Zweifel den ältesten, d. h. aus dem Endteil des Uterus stammenden, war es gelungen sich zu normalen, hohen Stadien zu erheben. Die anderen blieben auf mehr oder weniger niedrigen Stufen stehen. Eine Anzahl blieb vollständig im Wachstum zurück, eine andere vermochte sich zwar zu entwickeln, aber nur langsam und in fehlerhafter Weise. Diese letztere Kategorie ist es, der im nachstehenden einige Worte gewidmet werden sollen.

Wie schon gesagt, sind es Teilungsverzögerungen der Stammzelle und ihrer nächsten Verwandten bei vorgerücktem Stande des Ektoderms, die uns auffällig werden. Als unmittelbare Folge stellen sich aber notgedrungen Störungen in der Gastrulation ein, denn die Verengerung der Bauchspalte ist bereits zu weit vorgeschritten. Sehen wir uns z. B. Taf. V, Fig. 23^{a-c} an. Das Ektoderm I geht bereits zur Teilung auf 128 Blastomeren über. Die Geschlechtszellen befinden sich gleichwohl noch in stark vorspringender Lage. d und δ haben die Spindeln eingestellt, und ist ihnen wohl infolge ihrer Masse das Eintreten in die Furchungshöhle erschwert. Am merkwürdigsten jedoch verhält sich der Bauchzellenbogen. Seine äusseren Glieder liegen in normalen Eiern anfänglich stets etwas höher als die inneren. Nach dem Versinken des D-Bogens treten sie dann nach vorn an GII heran. Dies ist hier unmöglich. Die Grösse der Zellen d und δ ist ihnen ein unüberwindliches Hindernis. Aber unaufhaltsam drängt das Ektoderm heran, und nun ist der Weg verlegt. Der Bogen krümmt sich daher nach oben um die Schwanzzellen herum und dies wird noch deutlicher bei der Teilung, die jetzt nach oben parallel zur Mittellinie erfolgt. cII1 und γII1 stellen zwar die Spindel regelmässig schräg nach vorn und aussen ein, aber wie sich aus Fig. 24^c, Taf. V, erkennen lässt, erfahren ihre äusseren Tochterzellen cII1″ und γII1″ abermals eine Verlagerung nach hinten und oben. Die Makromeren sind geteilt und zählen vier. Die Mikromeren teilen sich in der üblichen Weise. Die Durchschnürung der unteren y-Zellen hingegen ist eine ungleiche. uyI ist umfangreicher als ihre untere Schwester und drängt sich in ihrer ganzen Breite zwischen die Grosszellen a und b ein. Deren Berührung wie im normalen Zustand, unterbleibt. Es rührt dies gewiss daher, dass uy resp. ihre Töchter nicht auf ihren richtigen Platz zu gelangen vermögen.

Es leuchtet auf den ersten Blick ein, dass eine Umformung in den normalen Zustand ausgeschlossen ist, und wird dies besonders durch Nachprüfung eines höheren Stadiums, wie es in Fig. 24^{a-d}, Taf. V, gegeben ist, erwiesen. Zu diesem Zwecke empfiehlt es sich, den etwa gleichaltrigen Embryo auf Taf. III, Fig. 11, hiermit zu vergleichen. In Fig. 24 hat das Ektoderm

bereits einen Bestand von 128—256 Zellen, die Makromeren sind auf 8 herangewachsen, und die Mikromeren stehen schon in Teilung; dennoch ist kein wesentlicher Fortschritt an der Bauchspalte zu bemerken. Ebenso stark noch ragen die Geschlechtszellen und namentlich die hintere hervor. Nur d und δ haben sich geteilt und ihre äusseren Tochterzellen sind teilweise in die Furchungshöhle getreten. Es macht den Eindruck, als hätte es erst einer Verschmälerung des gewaltigen Zellleibes bedurft, die ja durch die Teilung erzielt wurde, um das Eindringen in das Innere zu ermöglichen. d II und δ II sind unverdeckt und berühren sich noch in der Mittellinie, während sie sonst um diese Zeit schon längst in den Seitenteilen der Furchungshöhle versteckt liegen. Der Bauchzellenbogen mit seinen 8 Blastomeren ist noch ebenso nach oben gekrümmt, wie in dem vorbeschriebenem Stadium. Das Interessanteste aber finden wir bei den Mikromeren. Dem Beispiel des Doppelbogens folgend, unterlässt auch die Zelle μ ihre Wanderung, und sie teilt sich soeben mit ihren Geschwistern, was wir von ihr nicht gewöhnt sind. Im übrigen machen derartige Eier einen vollkommen gesunden Eindruck. Gleichwohl unterliegt es keinem Zweifel, dass ihre Lebensdauer nur auf die embryonale Entwicklungszeit beschränkt ist.

Literatur.

1 Boveri, Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala, nebst Bemerkung zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden.
In: Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie. VIII. 1892.
2. — Die Entwickelung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse.
Aus: Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl von Kupffer. Jena 1899.
3. Hallez, Recherches sur l'embryogénie et sur les conditions du développement de quelques nématodes. Paris 1885.
4. zur Strassen, Embryonalentwickelung der Ascaris megalocephala. Archiv für Entwickelungsmechanik, III. Band, 1. u. 2. Heft. 1896.
5. — Entwicklungsmechanische Beobachtungen an Ascaris. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. 1895.
6. — Bradynema rigidum. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band LIV. 4. Heft. 1892.
7. Zoja, Untersuchungen über die Entwickelung der Ascaris megalocephala. Archiv für mikroskopische Anatomie, Band XLVII. 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Farben:

gelb = Ektoderm I,
englischrot = Ektoderm II,
rotblau = Mesoderm I,
braun = Mesoderm II,
weinrot = Mesoderm III,
hellblau = Entoderm,
grünblau = Stomatodäum,
weiss = Geschlechtszellen.

Tafel I.

Stadium CII—CCII.

Fig. 1 a—d. Embryo von oben (a), unten (b), hinten (c) und der rechten Seite (d). Die Teilung des Ektoderms I nähert sich dem Ende. Grosszellen a und b in Teilung. Kleinzellen a und b noch ungeteilt. D-Zellen am Versinken.

Fig. 2. Vom Bauche gesehen. Kleinzellen b und Stomatodäum in Teilung.

Fig. 3 a. Von der Ventralseite kb, letzte Stomatodäums- und Bauchzellen durchschnüren sich. Letztere bilden einen Spitzbogen D-Zellen schon stark versunken, und bei

Fig. 3 b, welche die Innengruppen darstellt, in loser Verbindung. Mesoderm I teilt sich.

Fig. 4 a—d. Embryo vom Bauche (a), vom Rücken (b), von hinten (c) und rechts (d). Ektoderm I schliesst seinen Teilungsprozess ab. ka-Zellen haben die Spindel eingestellt. Bauchzellen sind geteilt und mit jungen Kernen versehen, gehen eben zur Rhombenbildung über. Zelle γ I 2′ = μ vertieft.

Tafel II.

Stadium CCII—CCCCII.

Fig. 5 a. Vom Bauche gesehen. Ektoderm I in starker Teilung. D-Zellen verschwunden, Bauchzellenbogen wieder abgerundet. μ beginnt ihre Wanderung.

Fig. 5 b. Innengruppen. D-Zellen der rechten und linken Seite getrennt.

Fig. 6. a von unten, b von hinten. Etwas älter. x und y teilen sich. Vorletzte Stomatodäumszellen stark genähert. Makromeren geteilt.

Fig. 7 a. Vom Bauche gesehen. x und y in Teilung, ebenso Makromeren und einige Stomatodäumszellen. Zelle μ hat ihre Wanderung beendet.

Fig. 7 b. Von hinten.

Fig. 7 II. Innengruppen eines ungefähr gleichaltrigen Eies. D-Zellen rhombisch geordnet. Bauchzellen beginnen sich zu teilen.

Fig. 8 a—c. Von unten (a), oben (b) und hinten (c). Stomatodäum hinten geschlossen. Gross- und Kleinzellen a und b in Teilung, desgleichen Mikromeren, ausser μ.

Fig. 9. Von rechts gesehen. Ebenso

Fig. 10. Region der Bauchspalte. Mikromeren teilen sich, ausser μ. Letztere zwischen die Zellen c II 1 und γ II 1' eingelagert.

Tafel III.

Stadium CCCCII.

Fig. 11 a—d. Embryo vom Bauche (a), vom Rücken (b), von hinten (c) und rechts (d). Ektoderm in Ruhe Bauchzellen-Mesoderm III in der Furchungshöhle verschwunden. Beginn der Krümmung. Obere und seitliche Zellen des Hinterteils erscheinen stark vergrössert.

Stadium CCCCII—DCCCII.

Fig. 12 a—c. a von unten, b von oben und c von hinten. Ektoderm I beginnt sich zu teilen. Bauch- und Mundspalte stark verengert, beide durch Ektodermzellen von einander getrennt. Einschiebung der Schwanzzellen beginnt. Zellen des Hinterteils noch grösser erscheinend als in 11.

Fig. 13 a—g. a vom Rücken, b vom Bauch, c von hinten, d optischer Querschnitt durch die Gegend der Geschlechtszellen, e von rechts, f von vorn, g optischer Querschnitt durch die Gegend der Mundöffnung. Bildung der Kopfwülste (w). Rückenzellenreihe wohl geordnet, ihre Grenzfurchen stark ausgeprägt. y-Zellen fächerartig gereiht, sind nach unten durch eine Anzahl grosser flacher Zellen begrenzt, unter denen die 4 Grosszellen b zu suchen sind. Letztere scheinen von den k b-Zellen getrennt zu liegen. Von ihnen wird eine Anzahl kleiner, vermutlich ektodermaler Blastomeren verdeckt (punktierte Kerne). Mundöffnung verengt. Bauchspalte geschlossen.

Tafel IV.

Fig. 14. Embryo von Strongylus filaria (nach zur Strassen) von links, nicht ausgezeichnet. Schwanzzellen 2-reihig.

Fig. 15. Ebenso (nach zur Strassen) von rechts. Schwanzzellen einreihig.

Fig. 16 a—b. Askaridenembryo, a von rechts, b optischer medianer Längsschnitt; die Grenzsphäre zwischen Stomatodäum und Ektoderm, die ich weder dem einen noch dem anderen sicher zurechnen kann, ist farblos gehalten.

Fig. 17. Von rechts und etwas von oben. Beginn der Kaulquappenform.

Fig. 18. Embryo nach dem Leben gezeichnet, weist deutlich eine Ringelung auf. Die rundlichen Körperchen sind lichtbrechende Dotterkugeln.

Fig. 19 a—c, a von rechts, b von oben und hinten, c optischer Horizontalschnitt der gleichen Stellung. Kaulquappenform.

Fig. 20 a, b. a vom Bauch (etwas gedrückt, um die Querringelung zeigen zu können). Die beiderseitigen y-Zellen fast in Berührung. b. Optischer Querschnitt durch die Kopfregion. w = Kopfwülste, s = helle, sichelförmige Zellen.

Fig. 21. Von rechts. Wurmform; Mundöffnung sehr stark verengt, Kopfwülste verschwunden.

Fig. 22. Von links, $1^1/_2$ mal aufgerollt. Der versteckte Schwanzteil ist durch Punktierung kenntlich gemacht. Reihe der Grosszellen a in Teilung.

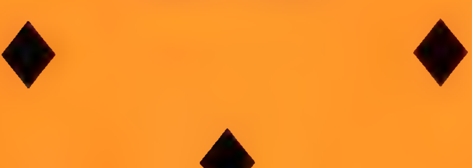
Beitrag zur Teratologie. Tafel V.

Fig. 23 a—c. Embryo im ca. 102-zelligen Stadium, a von unten, b von hinten, c von links.

Fig. 24 a—d. 202—402-zelliges Stadium, a vom Bauch, b von oben, c von hinten, d von links.

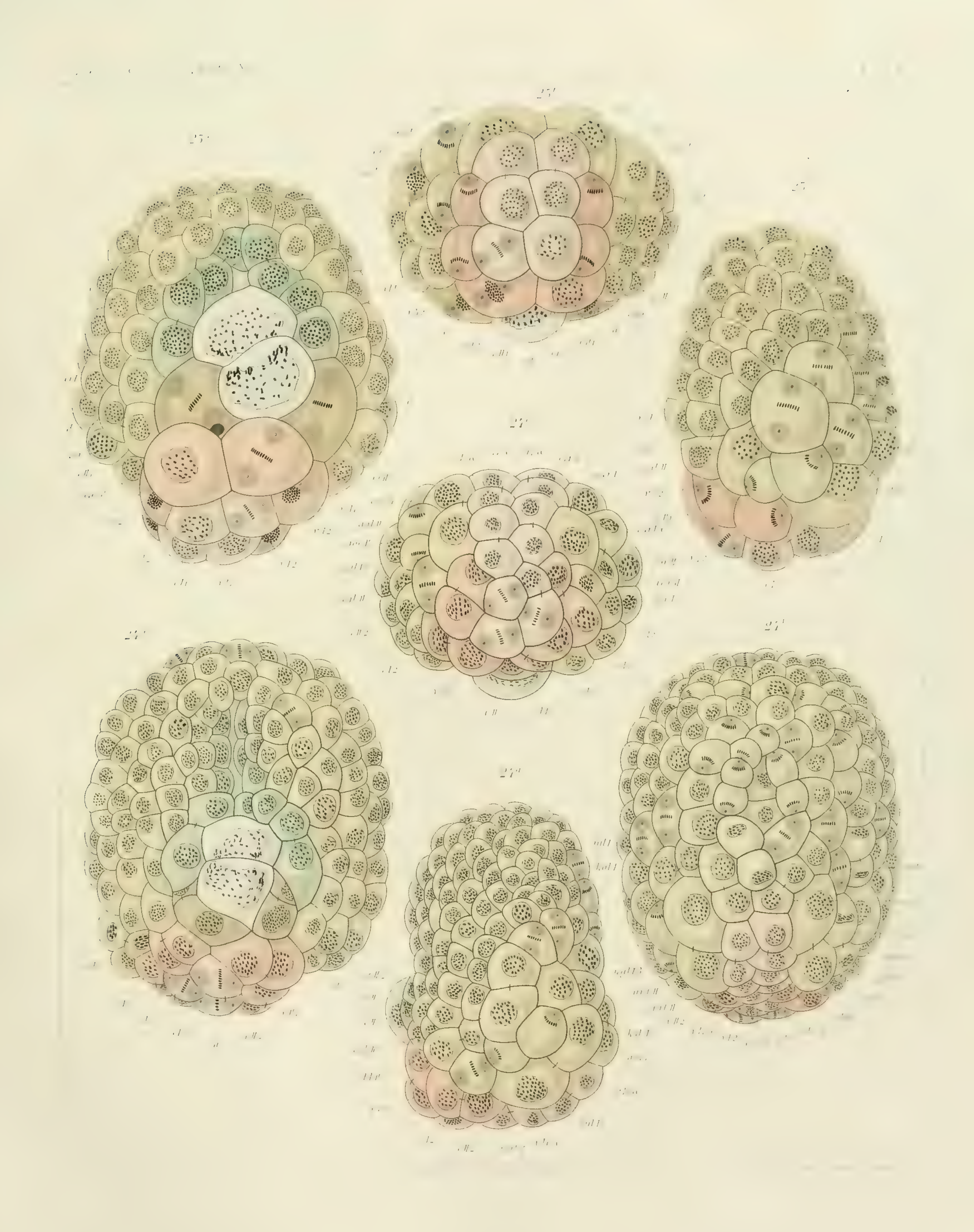

Foldout
Here


Foldout
Here


Foldout
Here



Foldout
Here



ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen
aus
dem Gesamtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben
von
Professor Dr. Carl Chun in Leipzig.

Heft 42.

Beiträge zur Morphologie der Arthropoden I.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen

von

Carl Börner
(Berlin).

Mit 7 Tafeln und 114 Textfiguren.

STUTTGART.
Verlag von Erwin Nägele.
1904.

Beiträge zur

Morphologie der Arthropoden.

I. Ein
Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen

von

Carl Börner
(Berlin).

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg i./Hessen.)

Mit 7 Tafeln und 114 Textfiguren.



STUTTGART.
Verlag von Erwin Nägele.
1904.

Alle Rechte vorbehalten.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.

Inhalts-Verzeichnis.

Einleitung.

Im Frühjahr 1900 legte mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor Dr. E. Korschelt, mir die Notwendigkeit einer erneuten Untersuchung der von Battista Grassi und Calandruccio entdeckten *Koenenia mirabilis* Gr. nahe und verhalf mir auch in liebenswürdigster Weise zu einer namhaften Unterstützung von Seiten der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg für eine Sammelreise nach dem südlichen Italien und Sizilien, auf der ich eine leidlich große Zahl der Grassischen *Koenenia* erbeutete und auf verschiedene Weise konservierte. Es war der Wunsch meines Lehrers, die Anatomie und systematische Stellung dieser kleinen Geißelspinne unter Berücksichtigung der Pedipalpen bearbeitet zu sehen, eine Aufgabe, die von anderen Forschern bisher nur unvollständig gelöst worden war. Beim Studium der entsprechenden Literatur mußte ich aber bald einsehen, daß dies Thema eine ebenso gründliche Neuuntersuchung der Hauptvertreter der Pedipalpen erforderte, und wieder war es Herr Professor Korschelt, der mir ein reiches Material dieser, in den meisten zoologischen Sammlungen doch nur spärlich vertretenen Arachniden verschaffte. Die größte Anzahl und zugleich best konservierten *Thelyphonen* erhielt ich von Herrn Dr. A. Strubell (Bonn), der mir einen großen Teil seiner *Thelyphonus caudatus*-Ausbeute von Java zur Verfügung stellte. Ebenso unterstützten mich in dankenswertester Weise mit Material des Hamburger Naturhistorischen Museums Herr Professor Dr. K. Kraepelin, des Berliner Zoologischen Museums Herr Professor Dr. F. Dahl, deren Sendungen zahlreiche *Thelyphoniden, Tarantuliden* und $3^1/_2$ Exemplare des *Schizonotiden Trithyreus cambridgei* (Thor.) enthielten. Sehr gut erhaltene *Tarantuliden,* die mir in mancher Hinsicht von großer Bedeutung gewesen sind, schenkte mir für meine Arbeit ferner Herr Professor Dr. A. Brauer, und einige *Thelyphoniden* übermittelten mir noch die Herren Dr. Sarasin (Basel) und Herr Professor Dr. M. Weber (Amsterdam). Während des Winters 1902/1903 war es mir schließlich vergönnt, an dem Material der Arachnidensammlung des Berliner Zoologischen Museums meine in Marburg gewonnenen Resultate in einigen Punkten zu erweitern und zu ergänzen. Allen eben genannten Herren möchte ich für ihre bereitwillige Unterstützung, die sie mir haben zu Teil werden lassen, auch meinen wärmsten Dank hier aussprechen.

Im Laufe meiner Untersuchungen, die ich als Hauptarbeit erst im Hochsommer 1901 begann, stellte sich leider sehr bald heraus, daß die von mir auf meiner ersten Reise vornehmlich in Sublimat-Alkohol und Osmiumgemischen konservierten *Koenenien* zur Lösung einer Reihe von wichtigen Fragen ihrer Anatomie nicht geeignet waren, und so entschloß ich mich nach langem Schwanken im Frühjahr 1902 zu einer zweiten Reise nach denselben Gegenden Süditaliens, zu der mir Herr Professor E. Korschelt abermals eine erhebliche

Unterstützung aus den Mitteln der oben genannten Gesellschaft und des zoologischen Institutes zu Marburg verschaffte. Ich hoffte auf dieser Reise das von meinem Studiengenossen Herrn K. Heiderich und mir im Laufe des Sommers und Winters 1901 bei *Collembolen* mit Erfolg angewandte Zenckersche Konservierungsmittel auch bei *Koenenia* verwenden zu können, und meine Hoffnung ist in vollem Umfange in Erfüllung gegangen. Der Wunsch aber, ich könnte diesmal vielleicht männliche *Koenenien* erbeuten, die Grassi, Hansen und mir bisher entgangen waren, blieb nur ein Wunsch.

Hatte ich nun ursprünglich im Sinn, eine monographische Darstellung der Morphologie und Anatomie von *Koenenia* unter eingehender Berücksichtigung der *Pedipalpen* auszuarbeiten, so trat doch bei weiterem Fortschreiten meiner Untersuchungen gerade *Koenenia* mehr und mehr aus dem Vordergrund des Interesses heraus, und als ich erst erkannt hatte, daß wir in ihr nur einen sehr spezialisierten Typus der *Pedipalpen* besitzen, war es mir ein Erfordernis, einer Beschreibung der Morphologie und Anatomie der ganzen Gruppe der Geißelspinnen das alte engere Thema zu opfern.

Diese neue Aufgabe erschöpfend zu lösen, ist mir aber begreiflicherweise nicht annähernd gelungen. Einmal setzte der beschränkte Umfang und bisweilen nur minderwertige Erhaltungszustand meiner Untersuchungsobjekte einem solchen Ziel ein erhebliches Hindernis in den Weg, dann gebrach es mir auch an der Zeit, alle Kapitel derselben in der gleichen Weise auszuführen, und es galt mir deshalb als erstes Prinzip, überall wenigstens die wichtigsten Punkte, soweit ich sie klarzustellen vermochte, herauszugreifen und zur Darstellung zu bringen. Wem es vergönnt sein wird, an lebenden und lebend frischen Pedipalpen Untersuchungen anstellen zu können, der wird unsere Kenntnisse über die Anatomie und manche biologische Fragen dieser höchst interessanten Tiere noch um vieles bereichern.

Es sei mir gestattet, die Hauptresultate meiner Untersuchungen hier bereits vorwegzunehmen; dieselben sind in der Reihenfolge der behandelten Kapitel:

1) Der Nachweis der völlig gleichen Gliederung des Carapax bei *Palpigraden* und *Schizonotiden*.

2) Die Auffindung eines mutmaßlichen Restes des einen, bei den lipoctenen Arachniden bisher vermißten, der 13 opisthosomalen Segmente der *Scorpione* und *Merostomen* zwischen dem 9. und 10. Leibessegment der *Thelyphoniden* (cf. pg. 40).

3) Die Begrenzung der Reduktionszone der Hinterleibsringe der *Palpigraden* von 12 zu 11 auf das 7. und 8. Segment von *Koenenia*.

4) Der Nachweis einer trotz zahlreicher Verschiedenheiten weitgehenden Übereinstimmung in der Gliederung des 2.—6. prosomalen Beinpaares aller *Pedipalpen*-Vertreter im Hinblick auf andere Arachniden.

5) Die Wahrscheinlichkeit einer Regenerationsfähigkeit des Flagellums bei *Koenenien* und *Thelyphoniden*.

6) Der genetische Zusammenhang zwischen gewöhnlichen Hautporen (Porenkanälen) und Spaltorganen (lyriform organs) bei *Pedipalpen* und folglich allen *Arachniden* (und auch *Ateloceraten*).

7) Die Auffindung einer sehr ursprünglichen Form des prosomalen Entosternums bei *Trithyreus cambridgei* (Thor.).

8) Die Vorwärtsverschiebung der ventralen Insertionspunkte des 1. *(Koenenia)* oder der ersten beiden (übrige *Pedipalpen)* Dorsoventralmuskelpaare des Opisthosoma um je 1 Segment,

resp. vom 1. Urosternit auf die Hinterfläche des prosomalen Entosternums und die Unhaltbarkeit einiger theoretischer Anschauungen Pococks über die dorsalen Apophysen des Entosternums der *Thelyphoniden.*

9) Die Auffindung eines Hinterleibsganglions von gleicher Lage wie bei *Koenenia* auch bei *Trithyreus;* zweier Paare von Coxaldrüsennerven, die vom Unterschlundganglion abgehen, bei *Thelyphoniden* und *Tarantuliden;* einer Variation in der Innervierung der vorderen Hinterleibsringe, bei gleichzeitig vorhandener Asymmetrie, bei den *Thelyphoniden* und der Nachweis der Unhaltbarkeit der Anschauungen Pococks über die opisthosomale Nervenkette der *megoperculaten Arachniden.*

10) Der Nachweis je eines einfachen prosomalen Mitteldarmdivertikelpaares bei *Koenenia* und *Trithyreus* und die Ableitung der prosomalen Mitteldarmdivertikel der anderen *Pedipalpen* aus jener Form, ferner die Deutung dieser Divertikel zufolge des Vorhandenseins starker Muskularisschichten als ein die Schlundpumpen unterstützender Saugmagen.

11) Die Durchführung einer Homologisierung der opisthosomalen Darmdivertikel bei den 4 Typen der *Pedipalpen* und die Annahme von ursprünglich 8 Divertikelpaaren bei den *lipoctenen Arachniden.*

12) Die Auffassung der Stinkdrüsen der *Thelyphoniden* als Analdrüsen.

13) Die Annahme eines Zusammenhanges zwischen den prosomalen Coxaldrüsen und den opisthosomalen Malpighischen Gefäßen in ihrer relativen Ausdehnung; beim Fehlen der letzteren wachsen jene bis in den Hinterleib hinein *(Koenenia).*

14) Die Auffindung von 3 hinter einander gelegenen Abschnitten in der Coxaldrüse von *Koenenia.*

15) Der Nachweis der Coxaldrüsenöffnungen an der Innenseite der Basis der Coxen der 3. Extremität bei allen *Pedipalpen.*

16) Der Nachweis einer (sekundären) Verlagerung der ursprünglich horizontal gelagerten Lungenblätter bei den *Pedipalpen* (und den meisten anderen Arachniden) und die Erklärung der zahlreichen Haarbildungen der äußeren und inneren Luftkammern der Arachnidenlungen (und Tracheen) als ein Luftverdichtungsapparat (im Anschluß an die von G. Enderlein bei *Gastriden*larven gewonnenen Resultate [1899]).

17) Die Auffindung eines Paares ausstülpbarer Ventralsäckchen im 2. Lungensegment bei einigen *Tarantuliden*, ihre Gleichwertigkeit mit den „lungbooks" der *Koenenia wheeleri* Rucker und *K. chilensis* H. J. H., und der Nachweis, daß sie genetisch nichts mit den echten Lungen zu tun haben (ob sie Coxalorgane sind, wie jene der *Ateloceraten,* blieb unentschieden).

18) Die Auffindung eines Herzens bei *Koenenia.*

19) Die Zurückführung des Baues der Geschlechtsorgane der 4 *Pedipalpen*-Typen auf ein sehr einfaches Schema und die Anwendung desselben auf beide Geschlechter mit nur nebensächlichen Modifikationen (Receptacula seminis nur bei den *Uropygi* [auch *Koenenia wheeleri?*], Samenblasen nur bei den *Thelyphoniden* [*Koenenia* und *Trithyreus?*]).

20) Der Nachweis von 2 Paaren ursprünglich selbständiger Dorsalschläuche des Samenreservoires der *Thelyphoniden*, die erst sekundär mit einander anastomosieren.

21) Der Nachweis von normalerweise 1 Paar von Gonopoden bei ♂ und ♀ (exclusive *Thelyphoniden* ♀), die dem Uterus externus angehören, zu denen sich bekanntlich nur bei *Koenenia* ein 2. Paar am Postgenitalsegment gesellt; die Gonopoden wirken bei den

♂♂ als Penis, bei den ♀♀ (der *Tarantuliden*) als Coconhalter, wohl auch als Ovipositoren. Die Erklärung der äußeren Genitalanhänge auf Grund der in der letzten Zeit bedeutend erweiterten Kenntnis der Beingliederung der Arthropoden im gleichen Sinne wie bei den *Opisthogoneaten* (etc.) als Telopodite der Extremitäten des Geschlechtssegmentes.

22) Die Unmöglichkeit der ordnungsmäßigen Abtrennung der *Palpigraden* von den *Pedipalpen*.

* * *

Bei der zentralen Stellung, welche die Pedipalpen innerhalb der Arachniden einnehmen, mußten sich meine Studien schon bald über die Mehrzahl der Arachnidenordnungen in mehr oder weniger eingehender Weise ausdehnen, und so ergaben sich im Laufe der Zeit meine „arachnologischen Studien" I—V (12—14), von denen I und IV als vorläufige Mitteilungen zu der vorliegenden Arbeit zu betrachten sind.

Von besonderem Interesse würde es gewesen sein, wenn ich hier an einen genauen Vergleich der 4 Hauptvertreter der Geißelspinnen einen solchen zwischen den Pedipalpen einer- und den übrigen Arachniden andrerseits angeschlossen hätte; wenn ich dieser Forderung aber nicht gerecht geworden bin, so geschah das im Hinblick auf die von mir übernommene Bearbeitung der Arachniden, resp. *Cheliceraten* für „Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches", die in weitem Maßstabe nachholen wird, was ich hier mit voller Überlegung unterlassen habe. So beziehen sich denn die Literaturangaben hauptsächlich nur auf die Pedipalpen. — —

Bezüglich der Präparationsmethoden, die ich bei meinen Untersuchungen angewendet habe, sei bemerkt, daß ich die kleinen Koenenien (und auch Trithyreus) mit den üblichen Mitteln der mikroskopischen Technik behandelt und untersucht habe; die besten Präparate erzielte ich mit den Koenenien, die mit heißer Zenckerscher Lösung konserviert waren; leidlich gute Bilder ergaben teils auch diejenigen, die in kaltem oder warmem 96% oder absolutem Alkohol abgetötet und gehärtet waren; ganz untauglich waren aber die mit Osmiumgemischen behandelten Tiere. Schnitte von 4—5 μ Dicke reichten für die Untersuchung aus.

Die größeren Formen (der Thelyphoniden und Tarantuliden) wurden hauptsächlich mit der Lupe und zwar meist mit dem binokulären Präpariermikroskop von Zeiss (nach Brauss-Drüner) studiert, welches mir bei derartigen Arbeiten ganz unentbehrlich geworden ist. Zur Ergänzung untersuchte ich dann meine mit diesem Instrument gemachten Befunde auf Schnittserien, von denen eine kleine Auswahl auch zur Abbildung gelangt ist.

Streng genommen beziehen sich nun die im Folgenden gemachten Angaben stets nur auf die von mir selbst untersuchten Tiere, doch glaubte ich kaum Bedenken tragen zu dürfen, vielfach die an diesen gewonnenen Resultate als für die ganze Gruppe gültig zu betrachten, schon um fortwährende Einschränkungen zu vermeiden. Zukünftige Forschungen werden lehren, in wie weit dies Vorgehen gerechtfertigt werden kann. Die untersuchten Tiere sind:

Koenenia mirabilis Gr. ♀,
Trithyreus cambridgei (Thor.) ♀ [D],
Schizonotus crassicaudatus (Cambr.) [H, a.],
Thelyphonus caudatus (L.) ♂, ♀ [St, K, D, W],

Thelyphonus klugi Krpln. ♂, ♀ [Sa],
Uroproctus assamensis (Stol.) [K, s] ♂, ♀,
Labochirus proboscideus (Butl.) ♂, ♀ [K],
Hypoctonus rangunensis (Oates) ♂, ♀ [K],
Tetrabalius seticauda (Dol.) ♂, ♀ [K],
Mastigoproctus proscorpio (Latr.) ♂ [K],
Mastigoproctus giganteus (H. Luc.) ♀ [K],
Typopeltis amurensis (Tarn.) ♂, ♀ [D],
Phrynichus reniformis (L.) ♂, ♀ [B, D],
Phrynichus bacillifer (Gerst.) ♀ [D, s],
Damon medius (Hbst.) ♂, ♀ [D, M],
Damon variegatus (Perty) ♂, ♀ [D],
Charon grayi (Gerv.) ♀ [K, D],
Stygophrynus cavernicola (Thor.) ♂, ♀ [K, a],
Charinus australianus (C. L. K.) ♀, [K, a],
Charinus seychellarum Krpln. ♂, ♀ [B],
Charinus spec. ♀ [St, s],
Sarax sarawakensis (Thor.) ♀ [K, a],
Tarantula fuscimana (C. L. K.) ♂, ♀ [K, a],
Tarantula palmata (Hbst.) ♂, ♀ [K],
Tarantula palmata barbadensis Poc. ♂, ♀ [K],
Tarantula marginemaculata (C. L. K.) ♂, ♀ [K],
Admetus pumilio (C. L. K.) ♂, ♀ [K, a, D, a],
Acanthophrynus coronatus (Butl.) ♀ [D].

[Die in eckigen Klammern beigesetzten Buchstaben bedeuten, wenn es große sind, die Namen der Geber, der Herren Brauer (B), Dahl (D), H. J. Hansen (H), Kräpelin (K), P. und F. Sarasin (Sa), Strubell (St), Weber (W); M ist Material des Marburger zoologischen Institutes; die mit a bezeichneten Tiere konnten nur äußerlich untersucht werden, die mit s wegen schlechter Konservierung ebenfalls nur äußerlich.]

Eine angenehme Pflicht erfülle ich noch, wenn ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor E. Korschelt, für die gütige Überlassung dieses Themas und das lebhafte Interesse, welches er meinen Studien stets entgegenbrachte, wie ferner für die alle Zeit in liebenswürdigster Weise gewährte Unterstützung mit Untersuchungsmaterial auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank ausspreche, ebenso der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg für die eingangs erwähnten Unterstützungen ehrerbietigst danke.

Äussere Morphologie.

Die äußere Morphologie der Pedipalpen ist dank den Untersuchungen einer Reihe von Forschern schon seit geraumer Zeit in allen ihren wichtigen Punkten bekannt geworden. Nur wenig neues vermag ich noch hinzuzufügen, möchte aber für den von der Organisation dieser Spinnentiere spezieller nicht unterrichteten Leser die äußere Körpergestalt derselben nochmals in knapper Form skizzieren. Sodann sei hier der Beingliederung eine Besprechung gewidmet, da einmal noch nicht alle Punkte in derselben richtig verstanden und ferner bisher eine naturgetreue Beschreibung der Beinmuskulatur meines Wissens nicht gegeben worden ist, wenn ich von meiner vorläufigen 3. Mitteilung über „die Beingliederung der Arthropoden" (16) absehe. Endlich halte ich es für angebracht, auf einige wenige Fragen, welche Teile des Chitinskelettes der Palpigradi *(Koenenia mirabilis)* betreffen, etwas genauer einzugehen, um einige Angriffe von Seiten H. J. Hansens (30) klarzustellen.

I. Die Körpersegmentierung der Pedipalpi.

Wie bei allen Arachniden der Lipoctena-Reihe unterscheiden wir bei den Pedipalpen einen Vorderleib oder Prosoma und einen Hinterleib oder Opisthosoma, der vergleichend morphologisch auch Mesometasoma bezeichnet worden ist. Auf das letzte opisthosomale Segment, in welchem die Afteröffnung liegt, folgt mit Ausnahme der *Tarantuliden* (*Amblypygi* Thor.) ein ein- bis vielgliedriger Schwanzanhang, das Flagellum oder Telson.

Die 6 Extremitätenpaare des Prosoma werden bei den Pedipalpen entweder von einem einheitlichen Rückenschild, dem Carapax oder Peltidium (normaler Cheliceraten-Typus; *Thelyphonidae* und *Tarantulidae*), oder von mehreren Rückenplatten *(Schizonotidae, Koeneniadae)* bedeckt. Bei den *Schizonotiden, (Schizonotus, Trithyreus)* unterscheiden wir ein großes Propeltidium, welches die 4 vorderen Extremitätenpaare überdacht (prpl), 2 kleine, schmal dreieckige Mesopeltidia (mspl), welche zum Segment des vorletzten (5.) prosomalen Beinpaares gehören, und 1 größeres, bei *Trithyreus* durch einen tiefen longitudinalen Einschnitt in 2 seitliche Hälften zerlegtes Metapeltidium (mtpl, Textfig. 1. 20.), welches die Rückenplatte des letzten prosomalen Segmentes darstellt. Bei den *Koenenien* begegnen wir dem gleichen Prinzip der Gliederung des Carapax, nur fehlt eine stärkere Chitinisierung des Mesopeltidium, welches anscheinend ziemlich häutig ist (Textfig. 3.).

Der Carapax, resp. das Propeltidium bildet am Vorderrande einen bei den *Tarantuliden* nur sehr schmalen, bei den *Thelyphoniden, Tartariden (Trithyreus)* und *Palpigraden* aber ziemlich breiten „Umschlag", der seinerseits in die Verbindungshaut, die zwischen ihm und den ersten beiden Extremitätenpaaren ausgespannt ist, übergeht. Dieser „Umschlag" ist bei

den *Telyphoniden* in der Mittellinie gekielt (Textfig. 22, kl.), bei den *Schizonotiden (Trithyreus)* fand ich an der gleichen Stelle einen flachen Kanal (Taf. III, Fig. 22) und bei den *Palpigraden (Koenenia)* befindet sich dort das mediane „Doppelsinneshaar“.[1] Bei den *Tarantuliden* bildet der Carapax vorn in der Mediane einen dornartigen Zahn, der systematisches Interesse hat; weniger ausgeprägt ist derselbe bei *Trithyreus.* Bemerkenswert ist ferner, daß sich jener vordere „Umschlag“ bei den Uropygi als ein schmaler Saum bis an den Hinterrand des

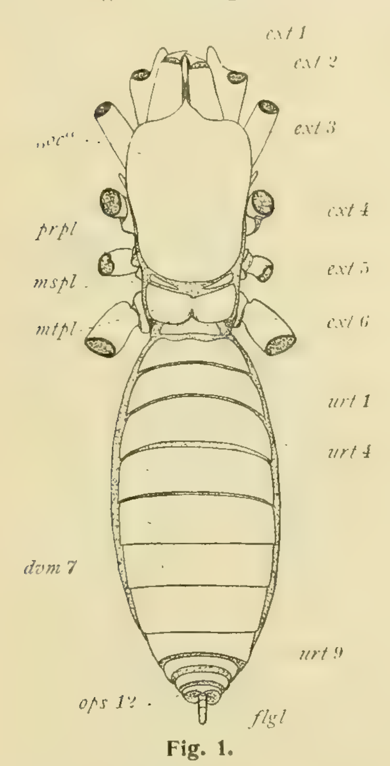


Fig. 1.

Trithyreus cambridgei (Thor.) ♀.

Ganzes Tier, von oben gesehen, nach Abtrennung der distalen Glieder des 2.—6. Beinpaares. Die 7 Dorsoventralmuskelpaare sind durch punktierte Kreise angedeutet. Etw. schematisch.

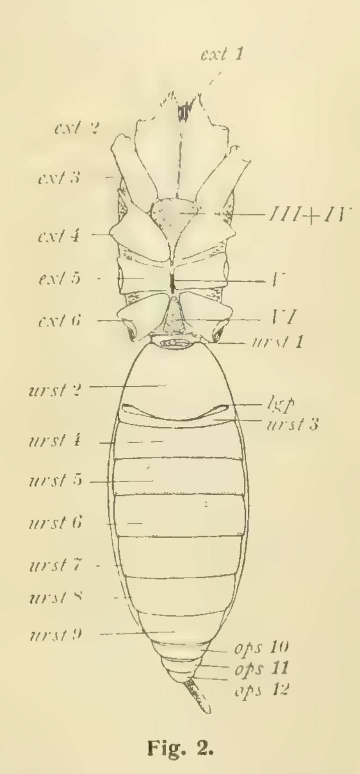


Fig. 2.

Dasselbe von der Ventralseite.

III - VI die prosomalen Sterna.

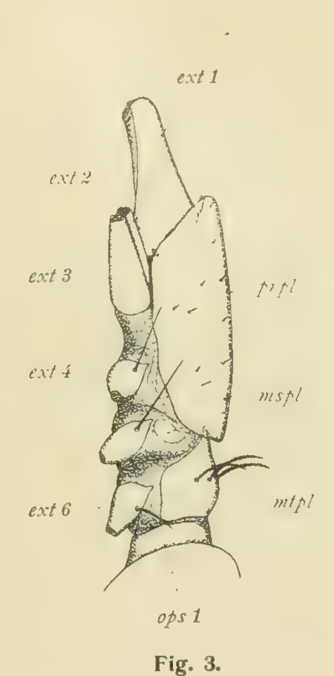


Fig. 3.

Koenenia mirabilis Gr. ♀.

Prosoma, seitl. gesehen, die Beintelopodite sind entfernt, Behaarung nur z. T. gezeichnet. Die Umrisse der Peltidia sind deutlich und relativ leicht nur mit sehr guten Mikroskop-Linsen zu erkennen.

Carapax hinzieht, während sich bei den *Tarantuliden* eine besondere schmale Chitinspange, die den Carapax vorn, seitlich und hinten umrandet, abgelöst hat.

Wie der Carapax, so bieten auch die Sterna des Prosoma bei den Pedipalpen große Unterschiede. Diesbezüglich verweise ich auf meine „Arachnologischen Studien II“, von wo

[1] Hansen (30) tadelt die von mir (11) gegebene Abbildung eines schematischen Longitudinalschnittes durch den vorderen Teil des Prosomas von *Koenenia mirabilis.* Aufs Neue besteht er darauf, daß der vordere „Umschlag“ des Propeltidiums ziemlich vertikal gerichtet ist. Wenn ich auch gerne eingestehen will, daß meine ersten Untersuchungsobjekte durch starken Alkohol „stark kontrahiert“ gewesen sind, so muß ich doch abermals nach erneuter Prüfung lebender Individuen betonen, daß der „Umschlag“ des Carapax mehr oder weniger schräg horizontal gelagert ist (cf. z. B. die Textfiguren 21. 27. 41), und daß das mediane Doppelsinneshaar nur wenig über das Propeltidium nach vorn vorragt. *Koenenia* befindet sich in dieser Eigenschaft in Übereinstimmung mit den *Uropygi.* Überdies dürften die Muskeln in Spiritus (96 % ca.) sich wohl nicht mehr kontrahieren können, als sie es auch im Leben vermögen.

ich die beistehenden Figuren entlehnt habe. Ein ziemlich ursprünglich gegliedertes prosomales Sternum besitzt *Koenenia* (Textfig. 4.). Hier unterscheiden wir 5 hinter einander liegende Sterna, deren erstes als „Hypostoma" (Hansen und Sörensen) labiale Funktion ausübt, deren zweites ein Deutotritosternum ist. — Bei den *Uropygi* sind infolge der abweichenden Insertion der Coxen des 2.—6. Extremitätenpaares die Sterna anders entwickelt. Ein Prosternum fehlt allen Formen. Ein rudimentäres labiales Deutosternum findet man im vorderen Teile zwischen den nahe aneinander liegenden Hüften des 2. Extremitätenpaares bei *Thelyphoniden* (Textfig. 5, II.), während es den *Schizonotiden* anscheinend fehlt. Außerdem

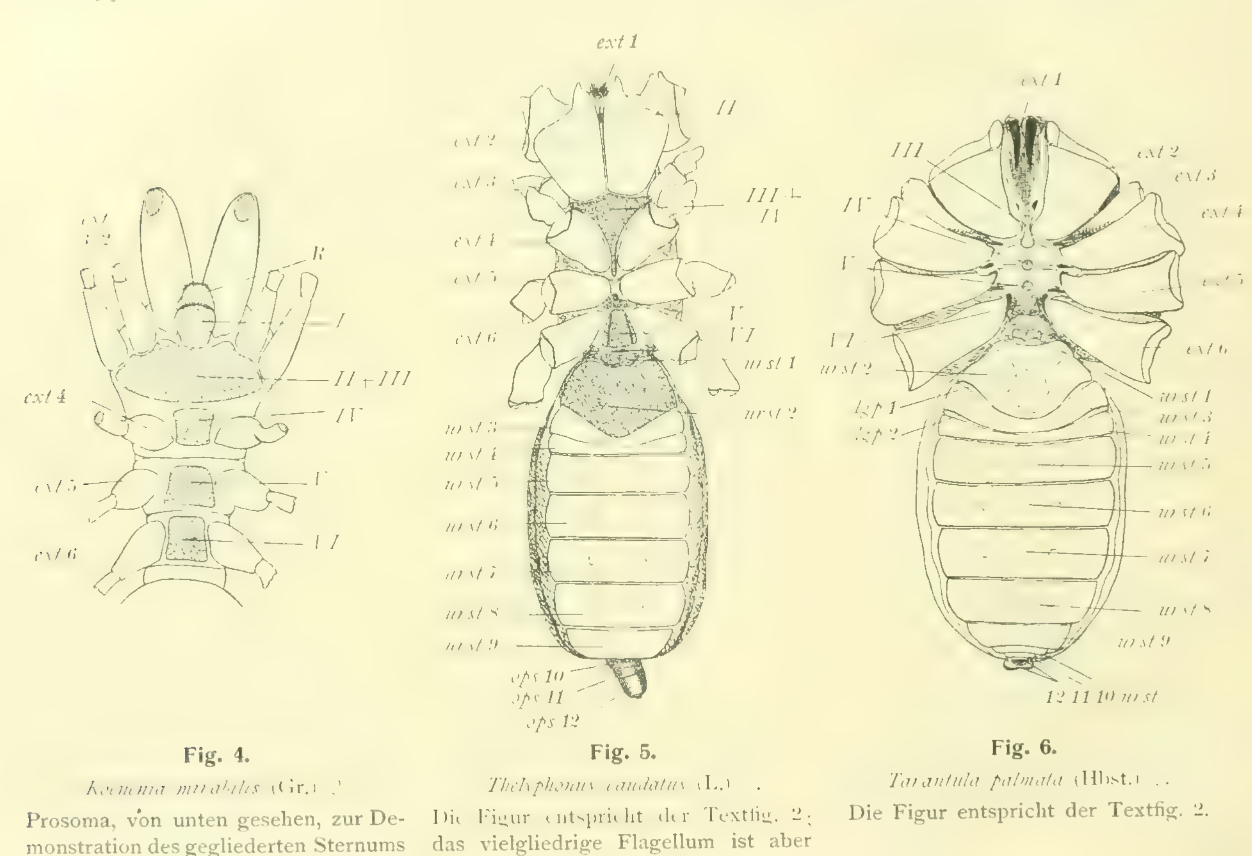


Fig. 4.
Koenenia mirabilis (Gr.)
Prosoma, von unten gesehen, zur Demonstration des gegliederten Sternums (I—VI), jedoch schematisch.

Fig. 5.
Thelyphonus caudatus (L.)
Die Figur entspricht der Textfig. 2; das vielgliedrige Flagellum ist aber nicht gezeichnet.

Fig. 6.
Tarantula palmata (Hbst.)
Die Figur entspricht der Textfig. 2.

haben beide noch ein großes, vorn breites und hinten sich stark verjüngendes Tritotetrasternum, ein kleines Pentasternum und endlich ein wieder etwas größeres Metasternum. — Die *Tarantuliden,* deren Prosoma im Gegensatz zu den länglichen *Uropygi* und *Palpigradi* mehr rundlich gestaltet ist, lassen die ursprüngliche Gliederung der prosomalen Sternalpartie nur noch an den in einer relativ festen, rundlichen Chitinplatte liegenden Brustplatten erkennen, deren erste, das Tritosternum, sich hoch über die Körperoberfläche erhoben hat und als hohler Zapfen wie eine Zunge sich ventral unter die Mundöffnung gelegt hat, indem es so gleichzeitig als eine Art Unterlippe, wie auch als „Stridulationsapparat", fungiert. Das Metasternum ist dem der übrigen Pedipalpen nicht unähnlich (Textfig. 6).

Das Opisthosoma besteht bei den *uropygen* und *amblypygen* Pedipalpen aus 12, bei

den *Palpigraden* aus nur 11 einzelnen, unverwachsenen Segmenten. Jedes dieser 12 Segmente hat bei den *Tarantuliden* ein Tergit und ein Sternit, bei den übrigen Pedipalpen bestehen dagegen die 3 letzten, oft als „Postabdomen" bezeichneten Segmente aus je einem einheitlichen, festen Chitinring[1], und wir dürfen daher wohl annehmen, daß diese 3 Segmente einander bei diesen Formen, und somit bei allen Pedipalpen entsprechen. Das Sternit des 2. (Genital-)Segmentes[2] ist als das sogenannte „Genitaloperculum" bei allen Formen besonders mächtig entwickelt, ohne daß jedoch deshalb das praegenitale Sternit unterdrückt worden wäre, wie man es bekanntlich früher irrtümlicherweise angenommen hatte. Das 1. opisthosomale Sternit der *Thelyphoniden* war übrigens schon vor einem halben Jahrhundert E. Blanchard bekannt gewesen, und es ist daher um so auffälliger, daß eine Reihe namentlich englischer Forscher dasselbe hat übersehen können, und es zur Widerlegung der mit Bezug auf diesen Punkt eruierten Theorien dieser Forscher erst der Neuentdeckung jenes Sternits durch H. J. Hansen (1893) bedurfte. Die zart chitinisierten *Koenenien* weisen außer den 3 „postabdominalen" Segmenten nur noch 8 Hinterleibsringe auf, an denen man nur schwer Tergite und Sternite unterscheiden kann. Auf Querschnitten kann man sich aber leicht von dem Vorhandensein eigentlicher Rückenplatten am 2.—8. opisthosomalen Segment überzeugen, während ein echtes Sternit, wenn man so will, nur im Genitalsegment entwickelt zu sein scheint. Die Tergite sind nur wenig stärker und starrer chitinisiert wie die Intersegmentalhäute, und daher erklärt es sich auch, daß man sie so lange übersehen hat.[3]

Unzweifelhafte Extremitätenrudimente kommen am Opisthosoma bei keinem Pedipalp vor, nur die bei *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* noch in der Zwei-, und bei *Schizonotiden* nur in der Einzahl vorhandenen Lungenpaare deuten auf ehemals ausgebildete Extremitäten hin. Die unter verschiedenen Namen beschriebenen Geschlechtsanhänge sind aller Wahrscheinlichkeit nach Telopoditreste des Genitalsegmentes. —

Ein Telson findet sich in Gestalt eines Schwanzfadens bei *Uropygen* und *Palpigraden*. Das „Flagellum" inseriert dorsal vom After in ähnlicher Weise, wie der Giftstachel der *Scorpione* und der Schwanzstachel der *Merostomata*. Bei *Schizonotus* und den bisher beschriebenen Arten der Gattung *Trithyreus (Tartariden)* ist der Schwanzanhang eingliedrig; bei einem Exemplar der mir zum Studium der äußeren Körperform vom Berliner Zoologischen Museum anvertrauten *Trithyreus cambridgei* (Thor.), das vielleicht eine neue Art darstellt, war er jedoch dreigliedrig (cf. Textfig. 45, flgl.). Bei *Thelyphoniden*[4] und *Palpigraden* ist dagegen das Flagellum aus einer verschieden großen Zahl von Gliedern zusammengesetzt und erreicht eine ziemlich bedeutende Länge. Bei allen Formen entbehrt das Telson eigener Muskulatur, was deutlich auf die sekundäre Natur jener Ringelung des Uropygen- und Palpigraden-Schwanzfadens hinweist. —

[1] Nach Schimkewitsch (77) sind die 3 postabdominalen Segmente bei dem eben ausgeschlüpften *Thelyphonus (caudatus)* den übrigen Hinterleibsringen gleich gebaut, was sehr für den früher von Pocock (50) und mir (12) ausgesprochenen sekundären Charakter des „Postabdomens" der *Uropygen* wie auch der *Scorpione* spricht.

[2] Wenn Ray Lankester neuesterdings (1902, „Arachnida" in Encycl. Brit., Suppl., pg. 524) das Praegenitalsegment der *Cheliceraten* als ein „supernumerary somite" bezeichnet, und folglich, offenbar seinen älteren Arbeiten zu Liebe, das Genitalsegment als 1. mesosomales Segment zählt, so vermag ich nur mein Bedauern über ein derartiges Vorgehen auszudrücken; wenn aber selbst ein Pocock (55) sich ihm darin anschließt, so ist es angezeigt, energisch dagegen zu protestieren.

[3] Hansen und Sörensen (29) negieren das Vorhandensein von Tergiten und Sterniten.

[4] Nach Strubell (63) ist das Flagellum der jungen *Thelyphoniden* (-Larven) während des 1. Häutungsstadiums auch nur eingliedrig.

Übersichtshalber sei hier noch eine Tabelle zum Vergleich der Körpergliederung der Pedipalpen gegeben, wie sie ähnlich bereits in meinen „Arachnologischen Studien III" veröffentlicht worden ist:

	Palpigradi	Schizopeltidia	Holopeltidia	Amblypygi
Prosoma	Ch^3	Ch^2	Ch^2	Ch^2
	1. Pes	1. Gnp.	1. Gnp.	1. Gnp.
	2. Pes	1. Pes	1. Pes	1. Pes
	3. Pes	2. Pes	2. Pes	2. Pes
	4. Pes	3. Pes	3. Pes	3. Pes
	5. Pes	4. Pes	4. Pes	4. Pes
	6. Pes	5. Pes	5. Pes	5. Pes
Opisthosoma	I	I	I	I
	*II	*II Lgp.	*II 1. Lgp.	*II 1. Lgp.
	III	III	III 2. Lgp.	III 2. Lgp.
	IV	IV	IV	IV
	V	V	V	V
	VI	VI	VI	VI
	VII	VII	VII	VII
		VIII	VIII	VIII
	VIII	IX	IX	IX
	IX Pst.	X Pst.	X Pst.	X
	X Pst.	XI Pst.	XI Pst.	XI
	oXI Pst.	oXII Pst.	oXII Pst.	oXII
Telson	Flgl.	Flgl.	Flgl.	fehlt.

II. Die prosomalen Extremitäten.

Die prosomalen Extremitäten lassen sich bekanntlich bei allen Cheliceraten in zwei Gruppen sondern, die nicht nur durch ihre Lage zur Mundöffnung, resp. der Oberlippe, sondern vor allem auch durch ihre Gliederung unterschieden sind; die eine Gruppe umfaßt das erste Extremitätenpaar, die Cheliceren (auch wohl Antennen oder Mandibeln genannt), die andere die übrigen prosomalen Beinpaare.

1. Die Cheliceren.

Die ursprünglichste Zahl der Glieder finden wir innerhalb der Ordnung der Pedipalpen an den Cheliceren der **Palpigraden**. Die Dreizahl derselben ist sehr auffällig, da wir doch bei den *Uro-* und *Amblypygen*, wie auch den *Araneen*, stets nur zwei Chelicerenglieder antreffen. Sie gewinnt aber ganz besonders an Interesse, wenn wir bedenken, daß auch die

stammesgeschichtlich sich wahrscheinlich von *Amblypygen*-Ahnen ableitenden *Opilionen* dreigliedrige Cheliceren besitzen, ein Moment, welches zur Beurteilung der systematischen Stellung der *Koenenien* sehr wichtig ist, wie ich im Schlußkapitel darzulegen mich bemüht habe.

Die drei Glieder der Cheliceren sind von mir bereits vor einiger Zeit ziemlich wahrscheinlich als Trochanterofemur, Tibiotarsale und Telotarsus (d. h. Trochanter und Femur; Patella, Tibia und Metatarsus; Tarsus (II) und Praetarsus zusammen je 1 Glied bildend) interpretiert worden. Das 2. Glied bildet mit dem 1. ein deutliches Kniegelenk und wird gegen dieses durch je einen starken Flexor und Extensor (tibae) bewegt. Das 3. Glied bildet mit dem 2. die bekannte Schere, bei der übrigens zu beachten ist, daß der bewegliche Finger außen gelegen ist, was seine Verschiebung um etwa 90^0 aus der dorsalen in die außenseitliche Lage der Beinaxe zur notwendigen Annahme macht, eine Lageveränderung, welche auch an dem Cheliceren-Endgliede anderer Arachniden (z. B. *Scorpiones, Cryptostemma, Chelonethi, Opiliones*) in gleicher Weise beobachtet wird.

Die zwei Glieder der Cheliceren der **Uro-** und **Amblypygen** werden wohl allgemein als die Homologa der beiden Scherenglieder der *Koenenia*-Chelicere angesehen, sie würden also einem Tibiotarsale und Telotarsus entsprechen. Beide Glieder sind durch ein Kniegelenk (bicondylisches Scharniergelenk), dessen Condyli normal auf der Vorder- (Innen-) und Hinter-(Außen-)seite der Chelicerenaxe gelegen sind, miteinander verbunden, und das Endglied wird gegen das Grundglied, wie bei *Koenenia*, durch einen starken Flexor und einen schwächeren Extensor (tarsi II), und zwar in der Vertikalrichtung von oben nach unten bewegt. Während bei *Koenenia* das vermutliche Trochanterofemur mit dem Vorderleibe artikuliert, trifft dies bei den anderen Pedipalpen natürlich für das Tibiotarsale zu, da uns andere Arachniden die Entstehung der zweigliedrigen Cheliceren aus den dreigliedrigen durch Rückbildung des Grundgliedes der letzteren wahrscheinlich machen. Kann bei *Koenenia* (genau wie bei den *Opiliones*) das Grundglied nur wenig, und hauptsächlich mit dem oberen Rande seiner Basis eingezogen werden, so ist dies bei den *Uro-* und *Amblypygi* in ausgedehntem Maße der Fall.

Besonders beachtenswert ist die Scherenbildung der beiden Endglieder der Cheliceren, da wir an den vier Haupttypen der Pedipalpen gewissermaßen verfolgen können, wie die von den Merostomen bereits ererbte Schere rückgebildet und in eine Klappklaue verwandelt worden ist.

Koenenia besitzt noch eine normale typische Schere, deren beiden Arme etwa von gleicher Länge und Stärke und mit ziemlich gleichartigen Zähnen bewaffnet sind (Taf. III, Fig. 15).[1] — Bei **Trithyreus** ist der unbewegliche Scherenfinger schon bedeutend verkürzt, aber doch noch unzweifelhaft als solcher zu erkennen; seine Bezahnung ist bereits eine ganz andere als die des beweglichen Fingers, und eine Reihe feiner, auf einem besonderen schmalen Felde stehender Zähne, die auffallend an die Scherenzähne von *Koenenia* erinnern, finden sich nur auf dem letztern (Taf. III, Fig. 16—18). Ist die Schere von *Trithyreus* zugekneipt, dann legt sich der bewegliche Finger mit seiner Spitze außenseitlich an den unbeweglichen an. — Von der *Trithyreus*-Chelicere zu der der **Thelyphoniden** und **Tarantuliden** ist nur noch ein

[1] Hansen (30) hat sich ziemlich weitläufig über meine ältere (11), leider mißglückte Zeichnung dieser Cheliceren-glieder von *Koenenia* auslassen zu müssen geglaubt. Ich darf aber wohl dazu bemerken, daß ich nie behauptet habe, die Scherenzähne derselben seien „beweglich“ inseriert. Die verführerische Stelle in meinem Aufsatze spricht nur von „inserieren“, womit ich soviel als „stehen“ sagen wollte. Leider war meine Zeichentechnik damals noch nicht so weit gediehen, daß ich mit einer Zinkätzung die Tatsache auszudrücken vermochte, daß die Scheerenzahnreihe auf einem Felde (Areal) steht, welches durch flachere Wölbung vom übrigen Scheerenteile abgesetzt ist.

kleiner Schritt; der unbewegliche Scherenfinger ist bei ihnen, namentlich bei den *Tarantuliden,* noch mehr verkürzt und verdient diese Bezeichnung kaum noch, da wir an seiner Stelle nur eine Reihe mehr oder weniger hervorragender Zähne finden. Der bewegliche Finger trägt zwar auch bei diesen Pedipalpen andere Zähne, entbehrt aber bereits vollends jener von *Trithyreus* beschriebenen Zahnreihe; seine Bewegungsrichtung ist, wie schon gesagt wurde, annähernd eine vertikale, und seine Funktion die einer einschlagbaren Klaue, die sich von der der *Araneen* nur noch unwesentlich durch den Mangel einer bei jenen meist vorhandenen Giftdrüse unterscheidet (cf. Taf. IV, Fig. 47. 48).

2. Das 2. Extremitätenpaar.

Das 2. Extremitätenpaar tritt uns bei den Pedipalpen bekanntlich in zwei ganz verschiedenen Gestaltungen entgegen, indem nicht nur seine Grundglieder, die Coxen, sich bei *Koenenia* einer- und den *Uro-* und *Amblypygen* andrerseits der Mundbildung gegenüber verschieden verhalten, bei jener einfach, gliedförmig, bei diesen aber mit Kauladen versehen und durch andere Merkmale ausgezeichnet sind; sondern auch seine endwärtigen Glieder, die „Palpen", bei *Koenenia* einfach beinförmig, bei den *anderen* Formen zu mehr oder weniger kräftigen Fangarmen ausgestaltet worden sind.

Man hat das 2. Extremitätenpaar der Arachniden vielfach als „Pedipalpen" bezeichnet; es ist dies aber ein Terminus, der besser nie aufgestellt worden wäre, da er einmal leicht zu Verwechslungen mit dem Namen der in dieser Schrift behandelten Arachnidenordnung führen kann, dann aber auch keineswegs überall zutreffend ist, da er ursprünglich nur für die *Araneen* in Anwendung gebracht war. Ich werde im Folgenden jene Bezeichnung nicht gebrauchen, sondern 2. Extremität oder 1. Beinpaar dafür sagen, da ja die Cheliceren keine Beine im engeren Sinne mehr sind.

Über das 1. Beinpaar der **Palpigraden** ist nur wenig zu sagen. Seine Gliederung ist durch Hansen und Sörensen bekannt geworden, und ich kann daher die folgenden Angaben den Arbeiten dieser Forscher entnehmen. Allen Arten der Gruppe kommen an dieser Extremität je eine einfache Coxa, Trochanter, Femur und Tibia zu. Eine Patella fehlt im Einklange mit der bei den andern Pedipalpen zu beobachtenden Gliederung des 1. Beinpaares. Dann folgen endwärts noch Basi(Meta)tarsus, Tarsus II und ein zweiklauiger Praetarsus; während aber Basitarsus und Tarsus II bei den *Uro-* und *Amblypygen* nur je eingliedrig sind, zeigt bei *Koenenia* der Basitarsus 2, der Tarsus II 3 Glieder, eine Abweichung, die offenbar mit der verschiedenartigen Funktion zusammenhängt, die einerseits bei *Koenenia,* andrerseits bei *Uro-* und *Amblypygen* diese Extremität auszuführen hat (Textfig. 7). Wie ich früher schon mitgeteilt habe, braucht *Koenenia* dieselbe, speziell deren „Palpus" nicht zum Gehen, wie Thorell, Hansen und Sörensen meinten, sondern zum Tasten. — Die Muskulatur wurde bei *Koenenia* nicht näher untersucht.

Die eigenartige Ausbildung der Grundglieder der Scherenarme der **Uro-** und **Amblypygen** kann hier übergangen werden, da sie von mir in dem Kapitel des Darmsystems gelegentlich der Mundbildung (pg. 75—80) näher erörtert ist. Der distale Teil der Beine, der „Palpus", ist durch seine bedeutende Größe und die auch in systematischer Beziehung wichtige Bedornung ausgezeichnet. Er besteht bei allen Formen aus je eingliedrigem Trochanter,

Femur, Tibia, Basitarsus und Telotarsus, und nur bei den *Schizonotiden* und einigen *Tarantuliden (Charinus* etc.) ist vom Telotarsus noch ein mehr oder weniger beweglicher einklauiger Praetarsus abgegliedert (cf. Textfig. 8. 10). Ich konnte schon vor einiger Zeit (16) zeigen, daß die bisherige Auffassung der Endglieder dieser Extremität bei den in Rede stehenden Formen unrichtig ist, da man dieselben als ein- oder zweigliedrige Klaue anspricht (in Wirklichkeit = Scheinklaue und Tarsus II + Klaue), und dieser Auffassung zufolge hat s. Z. Kraepelin (35 a) den *Schizonotiden*, ohne den tatsächlichen Bau ihrer Palpengliederung erkannt zu haben, eine Patella zugeschrieben, die aber nicht existiert.

Bezüglich der genaueren Beweisführung sei auf meinen bereits zitierten vorläufigen Aufsatz verwiesen; hier genügt es, wenn die entsprechenden Tatsachen dargelegt werden, indem ich zunächst die gemeinsamen Punkte hervorhebe, um zuletzt die gegenseitigen Differenzen zu schildern.

Wie bereits gesagt, besteht der Palpus stets aus Trochanter, Femur, Tibia, Basi- (oder Meta-) tarsus und Telotarsus. Durch die bekannte Verlagerung der Coxen sind die Condyli zwischen Coxa und Trochanter derart verlegt worden, daß der Schenkelring gegen die Hüfte wesentlich nur von vorn nach hinten (ursprünglich von unten nach oben) bewegt werden kann; die Gelenkhöcker liegen oben und unten; der obere (vordere) dem Innenrande der Coxa näher als der untere (hintere). Die Bewegung des Trochanters vermitteln je 2 an seinem Grunde ziemlich dicht nebeneinander vorn unten und hinten oben *(Thelyphoniden)* oder mit breiterer Fläche oben und unten an seinem Grunde inserierende, aus der Coxa stammende Levatores und Depressores trochanteris (Taf. II, Fig. 7. 9, Nr. 35, 36, 72; Fig. 11. 12, Nr. 67, 67 a, 68, 69).

Die Gelenkhöcker zwischen Trochanter und Femur liegen vorn und hinten (ursprünglich unten und oben), die Bewegung des Schenkels gegen den Schenkelring erfolgt in der Vertikalen (ursprünglich Horizontalen), sie wird durch je einen kräftigen, breit am Grunde des Femur ansitzenden Pro- und Remotor femoris ausgeführt, zu denen bei den *Telyphoniden* noch ein zweiter, von der Vorderfläche der Coxa, resp. deren Apodem kommender schmälerer Remotor hinzutritt.

Zwischen Femur und Tibia finden wir das eigentliche Kniegelenk, dessen Condyli oben und unten oder ziemlich auf der Hinterseite *(Trithyreus,* Textfig. 8,*) (ursprünglich vorn und hinten, resp. oben) des Beines angetroffen werden; die Bewegung, welche durch einen starken Flexor tibiae, dessen Fasern nicht in den Trochanter gehen, vermittelt wird, erfolgt in vorliegendem Falle von hinten (außen) nach vorn (innen). Ein Extensor tibiae fehlt.

Das Tibiotarsalgelenk ist bei den *Schizonotiden, Thelyphoniden* und *Tarantuliden* verschiedenartig gebildet. Bei den *Telyphoniden* ist es ein monocondylisches Drehgelenk, dessen Gelenkhöcker auf der Hinter(Ober)seite liegt; bei den *Amblypygen* ist es ein syndetisches Scharniergelenk, welches zwar gleichfalls hinten (oben) gelegen ist, aber durch seinen schräg zur Queraxe des Beines gestellten Durchmesser nur eine einfache Bewegung schräg nach vorn und unten (resp. unten und hinten) oder umgekehrt auszuführen imstande ist, während jenes der *Thelyphoniden* Bewegungen nach vorn, oben und unten (unten, vorn und hinten) zuläßt. Bei den *Schizonotiden* ist es ein einfaches bicondylisches Scharniergelenk, mit allerdings rudimentärem vorderen Condylus. Die Lage der Gelenkhöcker ent-

spricht derjenigen des echten Kniegelenkes, nur liegen sie dem Hinter(Ober)rande des Beines etwas näher. An den Grund des Tarsus gehen bei den letztgenannten Formen ein kräftiger,

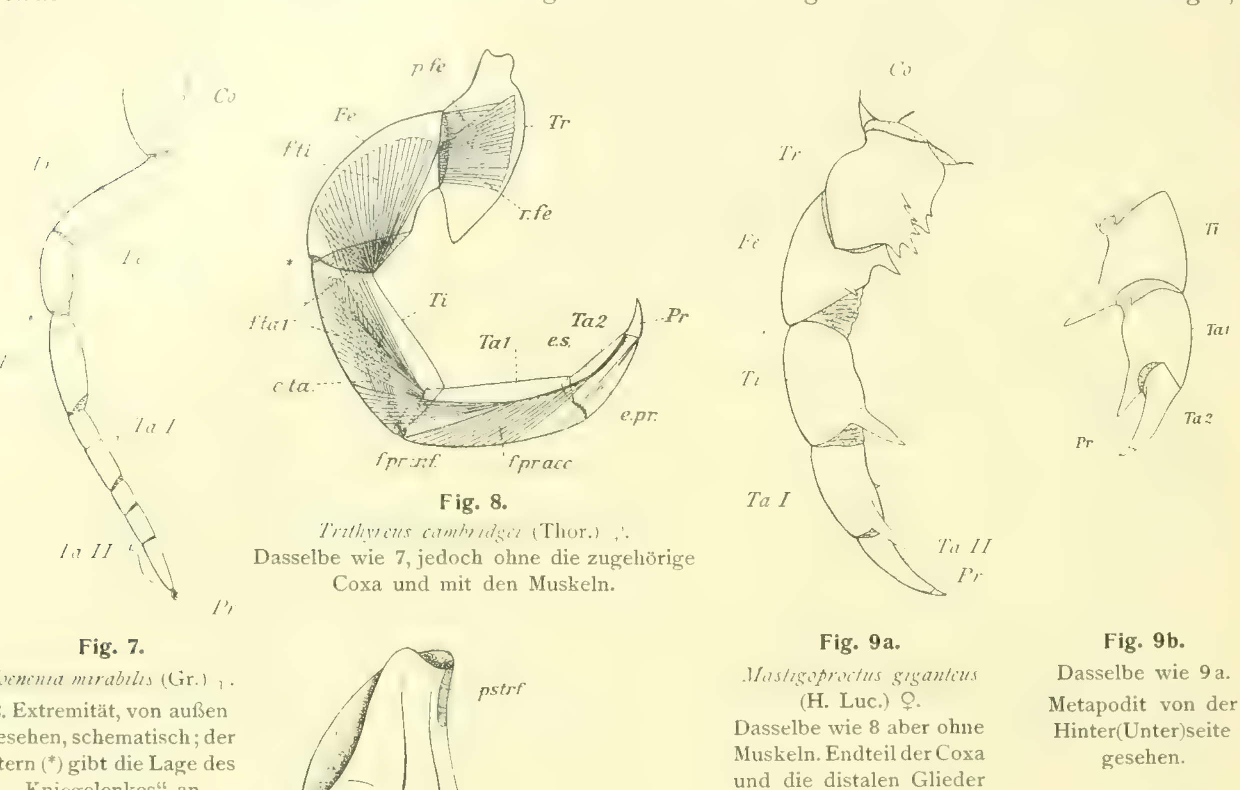


Fig. 7.
Koenenia mirabilis (Gr.) ♀.
2. Extremität, von außen gesehen, schematisch; der Stern (*) gibt die Lage des „Kniegelenkes" an.

Fig. 8.
Trithyreus cambridgei (Thor.) ♂.
Dasselbe wie 7, jedoch ohne die zugehörige Coxa und mit den Muskeln.

Fig. 9a.
Mastigoproctus giganteus (H. Luc.) ♀.
Dasselbe wie 8 aber ohne Muskeln. Endteil der Coxa und die distalen Glieder von d. Vorder(Ober)seite.

Fig. 9b.
Dasselbe wie 9a. Metapodit von der Hinter(Unter)seite gesehen.

Fig. 10.
Charinus seychellarum Krpln.
Rechte 2. Extremität von oben (vorn — außen) gesehen, gleichfalls schematisiert. Die Coxalmuskeln sind nicht gezeichnet.

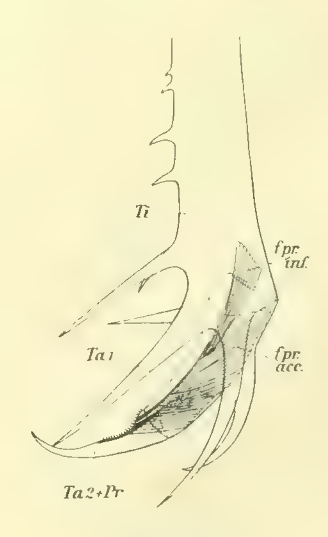


Fig. 11.
Phrynichus reniformis (L.) ♀.
Metapodit, basalwärts unvollständig, von derselben Seite gesehen, nur die ehemaligen Praetarsusmuskeln sind gezeichnet.

mehrteiliger, z. T. aus dem Femur bereits kommender Flexor und ein schwächerer Extensor tarsi (I), der ganz in der Tibia liegt und den *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* fehlt; bei diesen kommt nur der Flexor tarsi vor, dessen Fasern bei jenen, teils aus dem Femur, teils aus der Tibia, bei diesen der Hauptsache nach aus der Schiene, in nur sehr geringer Zahl auch aus dem Schenkel stammen (cf. Textfig. 8. 10).

Tibia und Basitarsus sind bei den *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* mit mächtigen, dornartigen Apophysen ausgerüstet, die sich bei *Trithyreus* nur am Tarsus II finden. Endwärts folgen auf den Basitarsus noch 2 (*Trithyreus,* einige *Tarantuliden*) oder nur 1 Glied, welches dann dem Tarsus (II) + Praetarsus gleichwertig ist. Die Angelpunkte des Gelenkes zwischen Basitarsus und Telotarsus liegen bei allen Formen auf der Hinterseite unten, und zwar ist ihre Längsaxe derart schräg zur Queraxe des Beines gestellt, daß der Vorderrand des Basitarsus länger als sein Hinterrand ist, und die Bewegung des Tarsus schräg nach vorn oben (ursprünglich unten vorn) erfolgen kann, was für die Wirkungsweise der Beinendglieder als Fangapparate von Wichtigkeit ist. Das Gelenk ist ein syndetisches, ähnlich wie zwischen Tibia und Basitarsus bei den *Amblypygen* und zwischen Trochanter und Femur der Laufbeine der meisten *Hexapoden, Chilopoden* und vieler *Decapoden,* nur seine Lage ist abweichend. Muskeln, welche an den Grund des Tarsus (II) gingen, habe ich nirgends beobachtet, desto kräftigere Muskelbündel aber, die der Bewegung des bei *Trithyreus* und manchen *Tarantuliden* noch abgesetzten Endgliedes, der echten Klaue, dienen. Wie bei einem normalen Praetarsus geht auch hier von dem Endgliede eine starke Krallensehne aus, an die ein schwächerer Flexor praetarsi inferior (aus der Tibia) und ein stärkerer accessorius (aus dem Basitarsus) gehen. Einen Extensor praetarsi hat nur noch *Trithyreus.* — Dieselben Muskeln finden wir nun auch bei den Formen, bei denen Praetarsus und Tarsus II mit einander verwachsen sind (viele *Tarantuliden* und die *Thelyphoniden).* Bei *Phrynichus* (Textfig. 11) z. B. beobachten wir einen Flexor praetarsi inferior und einen stärkeren accessorius, die aber etwas endwärts vom Grunde der Scheinklaue inserieren, z. T. sogar noch an einer Art Überbleibsel der alten Krallensehne, die man bis in die Mitte des Endgliedes verfolgen kann. Bei den *Thelyphoniden*, bei denen ich die Reste des echten Praetarsus an der Spitze des Endgliedes, des sogenannten ,,Fingers", bei allen Formen habe finden können, ist nur ein überaus starker Flexor praetarsi accessorius entwickelt, welcher ein wenig vor dem Grunde des ,,Fingers" an diesem ansitzt, in Wirklichkeit aber ursprünglich dem Praetarsus angehörte, eine Tatsache, die mit Leichtigkeit aus einem Vergleich mit den andern Pedipalpen zu ermitteln war (cf. Textfig. 9a. 9b).

Die eben besagte Insertionswanderung des ehemaligen Krallenmuskels an die Basis des 2. Tarsale legt es uns nahe, die Beugermuskeln des beweglichen Scherenfingers auch bei den *Scorpionen* und *Chelonethen* von ihnen abzuleiten, nicht jedoch bei *Limulus* und den *Crustaceen,* da bei ihnen überhaupt noch kein echter Praetarsus ausgebildet ist (cf. 16). Möglicherweise ist aber die Schere der *Scorpione* wie die von *Limulus* eine primäre und nur die der *lipoctenen* Arachniden eine sekundäre, infolge ihrer atavistischen Entstehungsweise dennoch mit jener homologen.

Die Abweichung dieser Extremität vom normalen Laufbeintypus ist ziemlich bedeutend; auffällig ist vor allem die Verwachsung des Praetarsus mit dem 2. Tarsale, die uns einen wichtigen Schluß auf den morphologischen Wert des beweglichen Scherenfingers der Scheren-

arme der *Limuliden, Scorpione* und *Chelonethen* (auch wohl von *Cryptostemma*) nicht nur, sondern gleichfalls derjenigen zahlreicher *Crustaceen,* vorzüglich aus der Gruppe der *Decapoden,* gestattet; dann aber auch das völlige Fehlen einer Patella, die doch den anderen Beinpaaren fast durchweg zukommt.

3. Das 3. Extremitätenpaar.

Das 3. Extremitätenpaar ist bei allen Pedipalpen durch seine eigenartige Insertion nahe dem Seitenrande der Ventralseite des Prosoma und durch seine mehr oder weniger weitgehende Verlängerung ausgezeichnet, welche als eine Folge seiner ,,Antennenfunktion" aufzufassen ist.

Diese Verlängerung resultiert aus einer Größenzunahme einzelner Glieder, und ist bei den *Tarantuliden* von einer weitgehenden sekundären Zergliederung von Tibia, Basitarsus und Tarsus II begleitet, die zwar auch bei *Koenenia* und den *Uropygen* zu beobachten ist, sich bei diesen aber auf den Tarsus beschränkt.

Einem Laufbein am ähnlichsten ist diese Extremität wieder bei **Koenenia**, bei der sie aus Coxa, Trochanter, Femur, Patella, Tibia, viergliedrigem Basi-(Meta)tarsus, dreigliedrigem Tarsus II und zweiklauigem Praetarsus (Textfig. 12) besteht. Diese Glieder sind miteinander durch die typischen Gelenke verbunden. Patella und Tibia sind von nahezu gleicher Stärke und Größe; eigenartig ist nur das Gelenk zwischen den beiden ersten Metatarsalgliedern, die mit ganz schrägen Endrändern aneinander stoßen.



Fig. 12.
Koenenia mirabilis (Gr.) ♀.
Die 3 letzten Glieder der 3. Extremität, zur Demonstration des 2 klauigen Praetarsus

Bei den **Uro-** und **Amblypygen** stimmt bis zum Grunde der Tibia, resp. Patella die Gliederung dieses Beinpaares mit der der drei folgenden Paare überein (wie ja auch bei *Koenenia*), alsdann treten aber Abweichungen und Unterschiede zwischen den beiden Gruppen auf. Bemerkenswert ist, daß ein echter Praetarsus nirgends mehr gefunden wird, daß wir Reste desselben vielleicht in einer eigenartigen Haarbildung an der Spitze des kleinen Endgliedes bei den *Amblypygen* erblicken dürfen, wie bereits Hansen vermutet hat (cf. Taf. III, Fig. 19). Eine Patella ist bei den *Tarantuliden* in durchaus typischer Weise vorhanden, bei den *Uropygen* dagegen nicht, was schon Blanchard und neuerdings Thorell (1888), Marx (1886) u. a. hervorgehoben haben.

Genau wie bei den Mundbeinen der *Hexapoden* sehen wir auch bei dieser Extremität der Pedipalpen infolge der Funktionsänderung die Gelenke, namentlich der endwärtigen Glieder undeutlich werden. Während sonst zwischen Tibia und Tarsus noch ein deutliches Scharniergelenk ausgebildet ist, ist das hier nicht mehr der Fall; dies Gelenk entspricht (vornehmlich bei den *Uropygen*) vielmehr eher den Gelenken einer Antenne, die

meist eine allseitige Rotation des distalen gegen das proximale Glied ermöglichen. Die Gelenke der sekundären Glieder sind nur schwach und irgend welche Condyli fehlen. Ähnlich verhält sich das Gelenk zwischen Metatarsus und Tarsus II[1].

Eine Beschreibung der spezielleren Gliederung dieses Beinpaares ist hier überflüssig, da man sie in den systematischen Werken zur Genüge nachlesen kann.

Die Muskeln stimmen zum Teil mit denen der echten Laufbeine überein, so die der Coxa, des Trochanter und Femur, und ich verweise auf die nachfolgende Beschreibung derselben bei Besprechung jener Extremitäten; zum Teil sind sie infolge der Rückbildung der distalen Gelenke und des Fehlens der Klauen abweichend. Bei den *Thelyphoniden* finden wir endwärts vom Femur Muskeln aus der Tibia an den Grund des Basitarsus und aus diesem an den des 2. Tarsale ziehend, die in der Weise inserieren, daß ihre Ansatzpunkte kreuzweise einander gegenüberliegen und zufolge des Fehlens eines eigentlichen Condylus eine allseitige Rotationsbewegung des entsprechenden Gliedes herbeiführen können. Die Muskeln sind zart und offenbar dem Flexor und Extensor tarsi I und tarsi II der anderen Beine gleichwertig. Zwei zarte Fasern gehen auch aus dem 1. in das 2. Tarsale, wo man sie bis an die Spitze des Endgliedes verfolgen kann; diese dürften wohl die Reste des Flexor und Extensor praetarsi darstellen. — Bei *Trithyreus* habe ich die bezüglichen Beinmuskeln leider nicht untersuchen können. — Bei den *Tarantuliden* ziehen ähnlich wie bei den *Thelyphoniden* zwei zarte Fasern aus der Patella durch die Tibia an den Grund des Metatarsus, an die kurz vorher noch neue Muskelfasern herantreten. Zwei weitere zarte Sehnen laufen aus der Tibia durch den Basitarsus und Tarsus II bis an den Grund des oben erwähnten Doppelhaares, das an der Spitze des Endgliedes steht. Bezüglich der Länge und der Zahl der besagten Fasern sind jedoch noch neue Untersuchungen erwünscht.

4. Das 4. bis 6. Extremitätenpaar.

Dank den zahlreichen Arbeiten einer Reihe von Systematikern und Morphologen ist die Gliederung der hintersten drei prosomalen Beinpaare gleichfalls schon seit geraumer Zeit bekannt geworden. Diese gliedern sich in Coxa, Trochanter, Femur, Patella, Tibia, Basitarsus, Tarsus II und zweiklauigen Praetarsus, von denen Tibia und Tarsus nicht selten sekundär gegliedert sind.

Zwischen Coxa und Trochanter liegen die Condyli vorn (oben) und hinten (unten) und gestatten eine mehr oder weniger vertikale Bewegung des Trochanter gegen die Coxa, die durch kräftige Levatores und Depressores trochanteris vermittelt wird, deren Fasern meist zu zwei Bündeln angeordnet sind, teils aus der Coxa kommen, teils vom Entosternum ausgehen (Taf. II, Fig. 8. 9. 11. 12).

Zwischen Trochanter und Femur sind die Gelenkhöcker auf der Ober- und Unterseite des Beines gelegen, bisweilen ein wenig nach vorn resp. hinten verschoben. Der Endrand des Schenkelringes ist schräg, sodaß seine Vorderseite kürzer als seine Hinterseite ist.

[1] Wenn auch bei den *Uropygen* der Praetarsus an der 3. Extremität fehlt, so dürfen wir doch nicht annehmen, daß nun deren Tarsus II ein Telotarsus sei; vielmehr erscheint es im Hinblick auf die *Tarantuliden* wahrscheinlich, daß ihr Praetarsus rückgebildet und nicht etwa mit dem Tarsus II verschmolzen ist. Wir müssen also von Fall zu Fall untersuchen, ob eine Extremität keinen Praetarsus (mehr) oder ob sie einen Telotarsus besitzt.

Zwischen ihm und dem Schenkel finden wir in der Gelenkhaut halbringförmige Sichelspangen, die von dem Condylus der einen Seite zu dem der andern Seite ziehen. Von den Muskeln, welche am Grunde des Femur inserieren, sind besonders stark je ein Promotor (l. fe) und Remotor (d. fe) femoris; einige Fasern des ersteren kommen bereits aus der Coxa (Textfig. 13). Ein dritter, bedeutend schwächerer Muskel zieht grundwärts vom vorderen Condylus des Trochanters durch die Mitte des Beines auf die gegenüberliegende (Hinter-) Seite des Femur (d. a. fe), in dessen basaler Hälfte ansitzend. Wahrscheinlich unterstützt er den Promotor femoris, obgleich ich gestehen muß, daß ich mir seine eigentliche Wirkungsweise nicht recht habe erklären können. Erwähnen möchte ich noch, daß der gleiche Muskel sich auch bei den *Scorpionen*, *Araneen* und *Chelonethen* vorfindet.

Fig. 13.
Thelyphonus klugi Krpln.
4. rechte Extremität ohne Coxa mit allen beobachteten Muskeln, von vorn.

Femur und Patella sind in bekannter Weise durch das echte Kniegelenk verbunden, dessen starke Condyli nur eine Beugung der Patella gegen den Schenkel zulassen. Am Grunde der Patella (= Tibia I) sitzt bei allen Formen ein sehr kräftiger Flexor patellae (tibiae I) an, dessen untere Fasern im Trochanter vermittels einer Sehne abgehen (Textfig. 13. f. pati). Ein Extensor patellae (tibiae) fehlt; ihn vertritt offenbar die straffe Gelenkhaut der oberen Hälfte des Kniegelenkes, was durch die verhältlich hohe Lage der Condyli noch begünstigt wird.

Fig. 13 a.
Koenenia mirabilis Gr. ♀.
Letzter Hinterleibsring und einige Glieder des Flagellums (a, 1, 12, 13).

Das Patellotibial- oder Intertibialgelenk findet sich überall in typischer Ausbildung, sein Durchmesser liegt schräg zur Querachse des Beines, seine Gelenkhöcker nahe dessen Ober- und Unterrand, so daß eine Pro- resp. Remotion der Tibia gegen die Patella bei der Bewegung resultiert. Die straffere Gelenkhaut liegt übrigens auf der Beinhinterseite, während sie im Trochanterofemoralgelenk der meisten *Opisthogoneaten* und einiger *Crustaceen* (ein Gelenk, welches sonst dem Patellotibialgelenk der *Arachniden* recht

ähnlich ist) auf der Vorderseite des Beines gefunden wird. Die Bewegung der Tibia vermittelt je ein breiter Pro- und Remotor tibiae bei den *Thelyphoniden*, deren Fasern sämtlich aus der Patella stammen; bei den *Tarantuliden* konnte ich stets nur den Promotor auffinden.

Das Tibiotarsalgelenk entspricht im wesentlichen dem Kniegelenk, nur liegen seine Condyli, deren stärkerer sich auf der Vorderseite befindet, nahe der Unterseite des Beines, so daß eine geringe Beugung des Basitarsus gegen die Tibia nach oben möglich wird; dennoch findet sich nur ein ziemlich starker Flexor tarsi (I), der am Grunde des Basitarsus ansitzt, nicht auch ein Extensor.

Dasselbe gilt für das Gelenk zwischen Metatarsus und Tarsus II, nur ist dieses weit schwächer ausgebildet; ein Flexor tarsi II ist aber nicht vorhanden. Den sekundären Tarsal- und auch Tibialgliedern fehlt naturgemäß eine eigene Muskulatur.

Der Praetarsus besitzt die bekannte Flexor- und Extensorsehne, von denen jene merklich stärker ist. Die Extensorsehne geht vom Oberrande des Praetarsus aus und empfängt im Basitarsus das zugehörige Muskelbündel. Die Flexorsehne verläuft vom Unterrande des Klauengliedes bis in die Mitte der Tibia ungeteilt; hier treten an sie bei den *Thelyphoniden* der Flexor praetarsi inferior, von dem einige Fasern aus der Patella stammen, und ferner die starke Sehne des Flexor praetarsi superior heran, deren Muskel in der Patella liegt, ohne, wie bei den *Scorpionen*, seine Fasern aus dem Schenkel zu beziehen. Bei den *Tarantuliden* konnte ich den letztgenannten Muskel nicht finden, sondern immer nur den Flexor inferior, der in der Schiene ansitzt (Textfig. 13, e. pr. und f. pr.).

Die vorstehenden Angaben beziehen sich allein auf die *Thelyphoniden* und *Amblypygen*, soweit es sich um die Muskulatur handelt; diese habe ich bei *Trithyreus* und *Koenenia* noch nicht des Näheren untersucht.

Wie ich schon an anderem Orte (16) ausführen konnte, stimmt die Gliederung und auch die Muskulatur der Beine der *Pedipalpen* am meisten mit derjenigen der *Araneen* überein, ohne jedoch spezifischer Charaktere zu entbehren. Der Übersicht halber möge hier noch eine Tabelle zum Vergleich der Gliederung der postoralen 2. und 3. Extremitäten dieser Arachniden folgen.

2. Extremität.

Koenenia	*Trithyreus* *Charinus*	*Phrynichus*	*Thelyphonus*
Coxa	Coxa	Coxa	Coxa
Trochanter	Trochanter	Trochanter	Trochanter
Femur	Femur	Femur	Femur
Tibia	Tibia	Tibia	Tibia
Basitarsus (2)	Basitarsus (1)	Basitarsus (1)	Basitarsus (1)
Tarsus II (3)	Tarsus II (1)	Scheinklaue = Telotarsus	Scheinklaue (echte Klaue unvollständig an der Spitze abgesetzt).
Praetarsus (2 kl)	Praetarsus (1 kl)		

3. Extremität.

Koenenia	*Uropygi*	*Amblypygi*
Coxa	Coxa	Coxa
Trochanter	Trochanter	Trochanter
Femur	Femur	Femur
Patella (= Tibia I)	Patellotibia (= Tibia der *Scorpione* etc.)	Patella (= Tibia I)
Tibia [II] (1)		Tibia [II] (über 20)
Basitarsus (4)	Basitarsus (1)	Basitarsus (über 10)
Tarsus II (3)	Tarsus II (8—9)	Tarsus II (über 20)
Praetarsus (2 kl)	—	(?)

III. Das Flagellum der Palpigradi und Uropygi.

Nur wenige Worte seien dem Schwanzanhang der Pedipalpen gewidmet. Die drei Vertreter der geschwänzten Geißelspinnen haben bekanntlich in diesem Organ einen recht verschiedenen Bau.

Am einfachsten ist das Telson bei ***Trithyreus*** gebildet, wo es uns stabförmig entgegentritt; einfach gleichfalls bei einer (vielleicht neuen?, mir als *cambridgei* (Thor.) übermittelten) Form desselben Genus, bei der man an diesem Stabe 3 Glieder unterscheiden kann (Textfig. 45). Bei *Schizonotus crassicaudatus* (Cambr.) soll der Schwanzanhang an seinem Ende herzförmig erweitert sein, doch vermag ich leider nichts Näheres darüber zu sagen, da mir ein solches Flagellum nie zu Gesicht gekommen ist.

Bei den *Thelyphoniden* und *Palpigraden* ist das Telson relativ bedeutend länger und vielringelig.

Die einzelnen Glieder sind bei den ***Thelyphoniden*** einander ziemlich ähnlich, bei unverletzten Schwänzen nach dem Ende zu allmählich schlanker und dünner werdend. Sie stellen dünne Cylinder dar, die miteinander nicht durch besondere Gelenke verbunden, sondern aneinander gereiht sind wie etwa die Glieder einer Antennengeißel. Sie sind unregelmässig beborstet und ausgezeichnet durch ein im folgenden Hauptkapitel besprochenes (pg. 25) Sinnesorgan, welches nahe ihrer Wurzel auf der Unterseite angetroffen wird und seinem Bau nach identisch ist mit dem auf dem 12. Hinterleibssegment vorhandenen „Caudalorgan".

Während dasselbe bei normalen Schwänzen an allen Gliedern zu finden ist, konnte ich doch unter meinem Untersuchungsmaterial ein Flagellum auffinden, das einmal durch die relative Dicke der Glieder, dann auch durch deren Kürze und den völligen Mangel der Caudalorgane auffiel. Dieser Schwanz gehörte einem männlichen *Mastigoproctus proscorpio* Latr. an. Keine andere Vermutung für das Zustandekommen und die Bedeutung desselben, als daß es sich um einen regenerierten Schwanz handeln könnte, erscheint mir berechtigt. Vielleicht veranlaßt dieser Fund gelegentlich zu entsprechenden Versuchen an lebenden Tieren.

Bei den **Koenenien** sind die Glieder des Flagellums von recht verschiedener Gestalt, indem man außer großen, in zwei wenig voneinander abweichenden Formen auftretenden Gliedern auch kleine, schmale, ringförmige unterscheiden kann, die man bisher zwar gekannt, aber doch nicht hat mitzählen wollen. Die erste genauere Beschreibung eines vollständigen Flagellums von *Koenenia mirabilis* konnte ich im Jahre 1901 geben, und Hansen, welcher 1902 mehrere neue *Koenenia*-Arten beschrieb, vermochte, indem er die bereits von mir dargestellten Teile in mehr natürlicherer Anordnung schilderte, nur zur Klärung der fraglichen Bauverhältnisse beizutragen, ohne aber selbst sie in allen ihren Punkten richtig verstanden zu haben.

Er tadelt meine Beschreibung, weil ich die Zugehörigkeit der „inneren Borstenkreise" zu selbständigen Gliedern nicht erkannt und ferner das Endglied als das Verwachsungsprodukt zweier Glieder angesehen habe. Richtig sagt er ja nun zwar, daß er von dieser „Verwachsung" nie die geringste Spur habe wahrnehmen können, aber auch ich nahm sie ja nur auf Grund des Vorhandenseins von 2 „äußeren Borstenkreisen" an, folge aber jetzt Hansen, Sörensen und den andern Autoren, indem ich es als 1 Glied zähle. Zieht man aber in Betracht, daß es neuerdings der amerikanischen Forscherin Augusta Rucker (58) gelungen ist, die von mir angenommene ehemalige Trennung der beiden Endglieder, deren jedes je 1 „äußeren" Borstenkreis trägt, zu beobachten, so dürfte genetisch meine alte Zählweise die richtigere sein. Ferner zeigt die Figur 10, die ich (11) vom Flagellum der Koenenia mirabilis gegeben habe, zur Genüge, daß mir sehr wohl bekannt war, daß die „inneren Borsten" auf einer eingestülpten Ringfalte des Schwanzfadens sitzen, die ich damals leider nicht als Glied erkannt hatte. Sodann sind, wie dort schon richtig angegeben war, die „inneren Borstenringe" den 4 Borsten gleichwertig, welche ich am Grundgliede des Flagellums (Textfig. 13a) aufgefunden habe, und wie ich s. Z. dieses als echtes Glied zählte und zählen mußte, so hätte ich dies auch mit den Ringen, welche die „inneren Borsten" tragen, tun sollen. In diesem Sinne mithin hätte Hansen meine alte Darstellung recht wohl berichtigen können. — Weiter lenkt Hansen die Aufmerksamkeit auf eine zweite, bisher übersehene „Gliederreihe", welche unmittelbar auf die Ringe der „inneren" Borsten folgen soll, und er meint, wenn man das Grundglied und die schmalen inneren Ringe zählen wolle, so müsse man auch die Glieder der letztgenannten Serie mitzählen, was aber im Hinblick auf das Verständnis der Schwanzgliederung nicht ratsam sei.

Alle diese Punkte sind von mir genau nachgeprüft, und es sei mir deshalb gestattet, hier einige Worte über dieselben anzufügen.

Meine Darstellung knüpft sich an *Koenenia mirabilis* an, es sei aber noch bemerkt, daß sich, nach den Mitteilungen Hansens, die Flagella der anderen *Koenenia*-Arten in der Gliederung ihres Schwanzanhangs prinzipiell gleich verhalten.[1]

Wir unterscheiden am Schwanze von *Koenenia mirabilis* normalerweise 13 große Glieder, deren jedes durch je einen Kranz großer gewimperter Borsten (nur das letzte durch zwei derselben, Textfig. 13a, rechts) ausgezeichnet ist. Die Glieder sind teils länglicher, teils kürzer, wie es in den Abbildungen Hansens, Sörensens und den meinigen wiedergegeben worden ist (cf. Taf. III, Fig. 23). Außer ihnen zeigt uns aber ein in natürlichem Zustande konserviertes

[1] A. Rucker gibt indes neuerdings (58) an, daß bei *K. wheeleri R.* die kleinen Ringe mit den nackten Borsten nicht von den jeweils vorhergehenden großen Gliedern abgesetzt seien, was bei *K. mirabilis* sicherlich zutrifft.

Flagellum noch 7 kleine schmale Ringe (a), die sich gleichfalls durch je einen Borstenkranz leicht zu erkennen geben, deren Borsten aber kleiner und anliegend sind, überdies auch der den übrigen Borsten des ganzen Körpers eigenen Pubescierung entbehren. Diese Gliedchen befinden sich zwischen dem letzten Hinterleibsring und dem 1., zwischen dem 1. und 2., 2. und 3., 3. und 4., 5. und 6., 7. und 8., 9. und 10. großen Gliede des Telsons. Wenn Hansen meint, das von mir zuerst als solches erkannte Grundglied sei nur der basale Teil des ersten großen Gliedes, gleichwertig dem von ihm beschriebenen basalen „Subjoint" des 2., 3., 4., 6., 8. und 10. großen Gliedes, so ist er mit dieser Annahme im Irrtum; vielmehr entspricht das Grundglied, wie bereits gesagt wurde, den schmalen Ringgliedchen der nackten Borstenkreise. Diese gehören aber weder als „basale Subjoints" zu den jeweilig folgenden, noch als „apicale Subjoints" zu den jeweilig vorhergehenden Gliedern, sondern sind selbständige Ringe und müssen auch als solche gezählt werden. — Zum Verständnis der von Hansen erwähnten basalen Subjoints des 2., 3., 4., 6., 8. und 10. großen Gliedes verweise ich auf Figur 23 (a, b), die (als Schnittfigur) deutlich zeigt, daß zwar der Grundteil (x) dieser Glieder abgesetzt ist, aber nicht einheitlich, sondern als wenige sehr schmale Ringelchen, für deren Selbständigkeit man aber nicht eintreten kann, zumal das Chitin an diesen Stellen kaum merklich verdünnt ist, was sonst zwischen den eigentlichen Gliedern stets sehr deutlich der Fall ist. Eine weitere Bedeutung kommt also den basalen Subjoints nicht zu.

Es erscheint somit genügend begründet, wenn wir am Flagellum von *Koenenia mirabilis* normalerweise 13 große und 7 kleine Glieder unterscheiden und zählen, deren gesetzmäßige Anordnung der speziellen Systematik zu beschreiben bleibt.

Wie ich schon früher mitteilte, habe ich einmal einen anderen Bau beobachtet, wo der Schwanzanhang nicht nur eine geringere Zahl der Glieder (6 große und 6 kleine), sondern auch eine andere Anordnung der verschiedenen Ringe zeigte[1]. Ich begreife nicht recht, warum Hansen diese Tatsache in seinem Aufsatze mit keinem Worte angeführt hat. Ob dies eine Individuum einer Abnormität oder Abart zuzurechnen ist, vermag ich leider nicht zu entscheiden; oder sollte vielleicht auch hier der seltene Fall eines regenerierten Telsons vorliegen?

IV. Die Beborstung des Deutotritosternums von Koenenia mirabilis Gr.

Hansen kritisiert in seinem Aufsatz über neue *Koenenien* meine vorläufige Mitteilung „zur äußeren Morphologie von *Koenenia mirabilis*" und erklärt eine derartige eingehende Beschreibung der Behaarung der verschiedenen Körperteile für überflüssig. Wenn ich damals vorhatte, in meiner jetzt vorliegenden ausführlichen Arbeit dieses Thema an der Hand von Abbildungen noch genauer auszuführen, so habe ich jetzt im Laufe meiner Untersuchungen und einer Reihe anderer zoologischer Arbeiten eingesehen, daß eine solche Arbeit zu weit führen würde, daß sie vielmehr Gegenstand einer eigenen Abhandlung sein kann, der es obliegt, die Variationsbreite der einzelnen Organe resp. einer Species festzustellen. Diesen Gedanken, der von mir damals leider nicht ausgesprochen wurde, verfolgte ich mit bei jener

[1] Bei einem anderen Individuum folgte auf das 10. große Schwanzglied nur noch 1 großes, welches genau so gebildet war wie das normale letzte, das 13. Die 10 proximalen Glieder alternierten in normaler Weise mit den schmalen Gliedern der nackten Borsten.

Darstellung, und wäre ich, wenn Hansen dies hätte bedenken können, seinem Vorwurf wohl entgangen. Einige meiner Angaben hat aber Hansen, obwohl er sie hätte verwerten können, nicht berücksichtigt. Und daß bisweilen nicht nur die Untersuchung des Baues verschiedenartiger Haarbildungen wünschenswert sein kann, sondern für eine spezielle Systematik oftmals auch die möglichst genaue Beschreibung des Haarkleides eines Tieres von Wert ist, sei durch ein Beispiel näher erläutert.

Es handelt sich um die Beborstung des großen 2. Sternums (II + III) von *Koenenia mirabilis*, die ich s. Z. derart angegeben hatte, daß Hansen sie für unrichtig erklären mußte. Ich bedaure zwar sehr, daß ich damals allerdings nicht die normale Behaarung beschrieben habe, daß ich auch nachträglich nie mehr das Bild habe erhalten können, welches dort veröffentlicht ist. Aber eine Variation des fraglichen Merkmales, die ich an einer Reihe von vorjährigen Tieren festzustellen vermochte, zwingt mich vorläufig nicht zu der Annahme, daß meine derzeitige Angabe für *Koenenia mirabilis* überhaupt unzutreffend sei, sondern ich nehme an, daß die besagte Zeichnung nach einem in diesem Punkte sehr abweichenden Individuum angefertigt worden ist.

Am häufigsten begegnet man jedenfalls einer Anordnung der sternalen Haare, wie sie Hansen aufs neue dargestellt hat, und wie sie nochmals in Fig. 21a (auf Taf. III) bildlich festgelegt sei: Die hintere Reihe besteht aus 6, die vordere aus 5 gewimperten Haaren in der aus der Figur ersichtlichen Anordnung oder einer solchen, wie Hansen sie abbildet. — Fig. 21b zeigt dasselbe Sternum eines anderen Tieres, auf dem wir in der hinteren Reihe nur 5, in der vorderen die normale Zahl der Haare antreffen; das mittlere der Hinterreihe steht genau hinter dem mittleren der Vorderreihe und von dem Ausfall eines der hinteren kann nicht die Rede sein. — Fig. 21c zeigt in der Vorderreihe wieder das typische Bild, in der hinteren aber 7 Haare, in ziemlich asymmetrischer Lage. — Endlich Fig. 21d wieder nur 5 Haare in der Hinterreihe, in der vorderen die bekannten 5, deren mittleres aber nicht, wie es normal der Fall ist, ein beträchtliches Stück hinter den beiden seitlichen Paaren, sondern deutlich vor dem hinteren Paar steht, so daß die 5 Insertionspunkte verbunden ein W ergeben.

Es ist nun zwar die Variationsbreite noch nicht so groß, daß ihre Extreme sich mit der einer andern bekannten Spezies berührten, doch zukünftige Funde an anderen Arten werden diese Beobachtungen von *mirabilis* vielleicht auch für jene ergänzen können[1]. Jedenfalls gebührt dieser Tatsache ebenso sehr die Aufnahme in die Artdiagnose von „*mirabilis*", wie auch jener abnorme Schwanzfaden.

---

[1] Auch Miss Rucker beschreibt neuerdings (58) einige Variationen in der Haaranordnung des großen prosomalen Sternums bei *Koenenia (Prokoenenia) wheeleri R.*, von denen die ihrer Figur 32 nur noch ein Haar mehr in der hinteren Reihe der Haare aufweist.

Innere Morphologie.

In der vorliegenden Schrift die ganze innere Morphologie der Pedipalpen erschöpfen zu wollen, hat mir nicht als Ziel vorgeschwebt, wie ja auch im vorhergehenden Abschnitt nur einige Punkte behandelt worden sind, deren Klarstellung von Interesse schien, oder welche aus anderen Gründen dort eine Darstellung erfahren haben.

Von der inneren Morphologie möchte ich nur das bringen, was gerade den Pedipalpen eigentümlich ist, den Bau der verschiedenen Organsysteme, die bekanntlich mehr oder weniger erhebliche Unterschiede den übrigen Arachniden gegenüber ebenso aufweisen, sowie der äußere Körperbau.

Histologische Angaben sind nur zerstreut eingeflochten; teils genügte mein Untersuchungsmaterial (mit Ausnahme der *Palpigradi)* nicht, um in dieser Hinsicht eine fehlerfreie Darstellung geben zu können, teils wären Mitteilungen über den histologischen Bau mancher Organe unnötiger Ballast geworden, da die *Pedipalpen* als nächste Verwandte der *Araneen,* über deren Histologie schon zahlreiche Schriften in der Literatur niedergelegt worden sind, diesbezüglich keine Besonderheiten darbieten.

Die Muskeln, der Darmtraktus, die sogenannten Malpighischen Gefäße, das Zwischen- und Fettgewebe, um nur einige Punkte zu nennen, zeigen in ihrer Histologie alle typischen Charaktere der Arachniden. Ganz unberücksichtigt ist der Bau der Augen gelassen, einmal aus Mangel an geeignet konserviertem Material, dann auch aus dem Grunde, weil uns die Entwicklungsgeschichte der Pedipalpen (cf. Gough, 24) gelehrt hat, daß bei ihnen die gleichen Verhältnisse wie beim *Scorpion* und den *Araneen* obwalten, und daher auch der feinere Bau der Sehorgane der ausgebildeten Tiere mit dem dieser Formen im Prinzip übereinstimmen dürfte.

Trotz des ziemlich großen Materiales, das meinen Untersuchungen zu Grunde gelegen hat, konnten vereinzelte Fragen nicht ganz gelöst werden. Die empfindlichste Lücke befindet sich meiner Ansicht nach in der Darstellung des Genitalsystems der *Schizopeltidia,* wo sie durch den Mangel eines männlichen Untersuchungsobjektes entstanden ist, auf deren Ausfüllung wir aber hoffentlich nicht mehr allzulange zu warten brauchen. Sodann ist das Blutgefäßsystem fast ganz vernachlässigt worden. Zwar hat Blanchard demselben eine Beschreibung gewidmet, ich möchte aber glauben, daß allein lebende Tiere, in geeigneter Weise behandelt, ein erfolgreiches Studium derselben ermöglichen können, und solche standen mir leider (mit Ausnahme der winzigen *Koenenia*) nicht zur Verfügung.

V. Die Hypodermis und einige Differenzierungen derselben.

Die Hypodermis zeigt im allgemeinen den gleichen Bau wie bei den übrigen Arachniden, sie erleidet ferner an gewissen Stellen, so an Muskel-Insertionsstellen und dort, wo ihre Zellen teilweise in kleine Hautdrüsen umgewandelt sind, wie z. B. im Uterus externus der weiblichen Tiere und an andern Punkten des Körpers, eine Umbildung, wie sie auch sonst bei den Spinnentieren und anderen Arthropoden beobachtet wird, und die uns hier nicht weiter interessiert.

Entsprechend dem bedeutenden Größenunterschied zwischen den *Thelyphoniden* und *Amblypygen* einer- und den *Palpigraden* andrerseits ist die Dicke der Hypodermisschicht bei den ersteren weit stärker als bei den letzteren. Sind bei jenen die Kerne der Hypodermiszellen mehr rundlich und nur ausnahmsweise flach (Taf. III. IV, Fig. 25, 27, 37, 38), so ist das letztere bei diesen gerade die Regel (Taf. V, Fig. 69. 72). Hier ist die Hypodermis überhaupt meist so niedrig, daß man von ihr selten mehr als die leicht färbbaren Kerne auf Schnitten zu sehen bekommt. Die *Schizonotiden (Trithyreus)* halten in der normalen Stärke der Hypodermis die Mitte zwischen *Thelyphoniden, Tarantuliden* und den *Koenenien* (cf. Taf. III, Fig. 26).

Zwei verschiedenartige Differenzierungen der Hypodermis sind es, auf welche ich noch mit wenigen Worten eingehen möchte.

Die eine derselben sind die sogenannten **„Ocellen“**, welche eine Art der ***Schizonotiden*** *(Trithyreus cambridgei* [Thor.]) nach Angabe ihres Autors Thorell (67), dessen Mitteilung sich bei späteren Pedipalpen-Systematikern kopiert findet, besitzen soll. Dieselben liegen zu beiden Seiten auf dem Propeltidium und zwar in seinem vorderen Teile; ihre Lage könnte am ehesten mit der der Lateralaugen der sehenden Pedipalpen verglichen werden (cf. Textfig. 1. 19). Diese vermeintlichen „Ocellen“ sind nun zwei (jederseits 1) länglichrunde helle, fleckenähnliche Stellen, die nicht die entfernteste Ähnlichkeit mit Ocellen haben. Das Integument setzt sich mit seinen beiden Schichten kontinuierlich über sie fort und selbst die gefelderte Struktur der äußeren Schicht (Cuticula, chal) ist dort nicht unterbrochen. Nur die bräunliche Pigmentierung des Chitins fehlt, und so kommt es auch, daß die in Alkohol aufbewahrten Tiere diese beiden hellen, ocellenähnlichen Flecke zeigen (Textfig. 1, „oc“). Ein eigenartiges Bild gewährt ein Schnitt durch einen dieser Flecke. Unter ihm liegen eine geringe Anzahl, einen kleinen hervorstehenden Hügel bildender Zellen, deren Grenzen ich nicht sah, deren Kerne aber das in Fig. 26 wiedergegebene Aussehen hatten. Unmittelbar unter dem Chitin fanden sich einige flache Hypodermiszellen und deren Kerne (hypk). Ich möchte in jenen Zellen mit den chromatinarmen Kernen umgewandelte Hypodermiszellen erblicken, da sie in innigem Kontakt mit dieser Schicht stehen und nach innen zu von der gleichen Basalmembran abgegrenzt werden. Ob es aber die Degenerationsreste von den ehemals hier vielleicht gelegenen Augen sind, wage ich nicht zu vermuten.

Die andere Hypodermalbildung ist das sogenannte **„Caudalorgan“**, wie Laurie (41) es genannt hat. Kraepelin braucht neuerdings für diese Organe den Terminus „Ommatidien“, der jedoch irreleitend ist und daher besser nicht mehr verwendet wird. Sie liegen bekanntlich auf dem 12. Hinterleibsringe in der Zwei- oder Vierzahl, und in der Einzahl vom zweiten ab auf jedem Gliede der Schwanzgeißel und erscheinen von außen betrachtet als

rundliche, hell gelblichweiße Flecken; auf dem 12. Leibesringe liegen sie dorsal, auf den Schwanzgliedern ventral. Hier finden sie sich anscheinend nur an normalen Schwänzen; ein abnormer Schwanz, von dem oben schon berichtet ist und welchen ich für regeneriert halten möchte, entbehrte jener Flecke.

Die äußere Form derselben ist nach Thorell und anderen von systematischem Interesse; hier interessiert uns nur ihr innerer Bau. Hansen (28) ist meines Wissens der erste, welcher diesen klarzulegen versucht hat, und soweit es die chitinigen Teile der Organe betrifft, ist seine Darstellung auch, wenigstens im wesentlichen, zutreffend. Wie wir aus Fig. 27 (Taf. III) erkennen, ist das Chitin an jenen Stellen, die wir äußerlich als die hellen Flecke ersahen, sehr dünn; nur die äußere, etwas pigmentierte Schicht des Chitins (chal) ist dort entwickelt, die übrigens auch die so im Integument entstandene Grube einfaßt. Hansen gibt richtig weiter das Fehlen von Porenkanälen im Umkreis der Flecke an, aber so glashell konnte ich sie auf Schnitten nicht finden, vielmehr war, auf meinen Präparaten wenigstens, die Cuticula dort kaum merklich heller als im weiteren Umkreis des Organes, ihre Oberfläche ist aber durchaus glatt, während sie sonst mit Rauhigkeiten versehen zu sein pflegt. Unter ihr liegen nun eine ziemliche Anzahl großer, cylindrischer Zellen (snz), deren Grenzen nur zu innerst undeutlich werden, deren Kerne groß, rundlich und ziemlich chromatinarm sind, wie wir es ähnlich bei den Zellen der vermeintlichen Ocellen von *Trithyreus cambridgei* fanden. Das Vorhandensein dieser Cylinderzellen gibt Laurie in seiner Beschreibung richtig an, seine Figur läßt aber nichts derartiges erkennen; Hansen erwähnt dagegen das Vorhandensein einer „connective tissue" ähnlichen Masse im Innern dieser Organe, eine Angabe, der offenbar schlecht konservierte Tiere zugrunde gelegen haben. Innen werden jene Zellen von normalen Hypodermiszellen eingehüllt, und das Ganze schließt wie überall eine Basalmembran (Bsm) ab. Der histologische Bau der Caudalorgane scheint überall der Hauptsache nach der gleiche[1] zu sein, namentlich zeigen in dieser Hinsicht jene des 12. Hinterleibsringes und des Schwanzfadens keine Unterschiede, was schon Hansen hervorgehoben hat.

Die physiologische resp. biologische Bedeutung der Caudalorgane ist noch völlig unklar. Die einzige Vermutung, welche bisher unzweifelhaft ausgesprochen worden ist (um hier von den ganz unrichtigen Deutungen früherer Autoren abzusehen), ist diejenige Hansens, demzufolge diese Caudalorgane „Leuchtorgane" sein könnten. Auffällig wäre dann freilich die Tatsache, daß ihr Bau sehr von dem der Leuchtorgane anderer Tiere, speziell leuchtender Landarthropoden abweichen würde. Doch hat hier allein die Beobachtung lebender Tiere zu entscheiden, und ich kann nur Hansens Aufforderung wiederholen, daß Forscher, welche Gelegenheit haben, lebende Thelyphoniden zu erhalten, ihr Augenmerk auf diese Frage richten möchten.

* * *

Im Anschluß an die Hypodermis sei es mir gestattet, noch kurz auf die allbekannten **Porenkanäle** einzugehen, die ja bei den Arachniden weit verbreitet sind. Sie stellen einfache, gerade oder schwach gewundene Kanäle dar, welche namentlich zahlreich dort auftreten, wo das Chitin des Integumentes an Stärke zunimmt, aber fehlen, soweit meine Kenntnisse reichen,

[1] Nervenfasern habe ich nie mit einem Caudalorgan in Verbindung treten sehen, was aber immerhin der Fall sein dürfte.

wo das Integument eine arthrodiale Membran ist. In die besagten Kanäle ragen stets Hypodermiszellen, sei es mit oder ohne Kerne, hinein (vgl. Taf. III, Fig. 25). Im Aufsichtsbilde scheint jeder Porenkanal zunächst eine rundliche Öffnung zu besitzen, untersucht man diese aber bei starker Vergrößerung, so gewahrt man, daß die vermeintliche Öffnung von einer Membran geschlossen ist, die in der Mitte einen spaltförmigen Raum freiläßt, der anscheinend unbedeckt ist (Taf. III, Fig. 24).

Es ergibt sich daraus, daß die Porenkanäle im Prinzip mit den von Dahl entdeckten **Spaltorganen** (lyriform organs) übereinstimmen, und diese sich von jenen nur durch die relative Länge der Spaltöffnung und die Weite des Endteiles des Porenkanales unterscheiden. Wenn man die zahlreichen verschiedenen Spaltorgane eines *Thelyphonus, Trithyreus* oder anderer Formen vergleichend untersucht, so kann man tatsächlich auch viele Übergänge von ihnen zu gewöhnlichen Porenkanälen auffinden.

Unter den Pedipalpen entbehren nur die *Palpigraden* nicht nur der normalen Porenkanäle, sondern gleichfalls der Spaltorgane, was direkt mit der Zartheit des Chitinskelettes dieser zarten Tierchen zusammenhängt. Die von mir früher (11) beschriebenen Spalten an den Cheliceren von *Koenenia mirabilis* halte ich jetzt, mit Hansen (30), für Kunstprodukte, da ich jene Bilder nie wieder habe erhalten können.

Porenkanäle können auch zu Drüsenöffnungen der Hypodermis werden, wie z. B. in der Pseudotrachea der Gnathocoxite der *Amblypygen* und im Uterus externus der weiblichen Pedipalpen, behalten dort aber meist ihren einfachen Bau bei, wenn man von einer Komplikation desselben durch Bildung von Öffnungsgruppen absieht (vgl. Kapitel XIII 1e).

VI. Das Entoskelett und Muskelsystem.

Bei der Untersuchung des Muskelsystems der Pedipalpen stellten sich mir im Anfange sehr große Schwierigkeiten entgegen, die stets von der für solche Zwecke ungeeigneten Konservierung meiner Untersuchungsobjekte herrührten. Schließlich gelang es mir jedoch, an 2 günstig erhaltenen *Thelyphonus caudatus,* sowie an einer Anzahl von *Tarantula marginemaculata, palmata* und *Phrynichus reniformis* die hauptsächlichsten Muskeln so zu präparieren, daß eine Beschreibung und Abbildung derselben möglich wurde. Über gewisse Punkte, die mir zweifelhaft erschienen, brachten dann andere Exemplare verschiedener Arten die nötige Klarheit.

In diesem Abschnitt sollen nur die Rumpfmuskeln und von den Muskeln der Extremitäten nur diejenigen besprochen werden, welche die Bewegung derselben gegen das Prosoma vermitteln. Die eigentliche Beinmuskulatur findet sich dagegen in dem Kapitel der „Beingliederung" behandelt. So interessant auch ein genauerer Vergleich der Muskulatur sämtlicher Vertreter der Pedipalpen gewesen sein würde, so konnte derselbe doch nicht durchgeführt werden, einmal aus Mangel an Material *(Schizopeltidia)* und zweitens aus Zeitmangel, den zu beseitigen ich bei der untergeordneten Wichtigkeit dieses Organsystemes nicht für nötig hielt. Ich muß mich daher auf eine einigermaßen genaue Darstellung der Muskulatur der *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* beschränken, während ich von *Schizonotiden* und *Koenenien* nur die wichtigeren Abschnitte derselben zum Vergleich heranziehen werde.

Blanchard ist in seinem klassischen Werke leider nicht genauer auf das Muskelsystem

unserer Tiere eingegangen, und er gibt uns nur vereinzelte interessante Angaben, mehr summarisch im Vergleich mit den *Scorpionen* und *Araneen*.

In der Anordnung des Stoffes werde ich mich ziemlich an die von Miß Beck in ihrer „Description of the Muskular and Endoskeletal Systems of Scorpio" (40) gewählte Einteilung halten.

Ehe ich jedoch zu diesem Thema übergehe, ist es notwendig, eine ausreichende Beschreibung dem „Entoskelett", d. h. den echten Chitinapodemen zu widmen, die erhebliche Differenzen innerhalb der Ordnung der Geißelspinnen aufweisen.

A. Das Entoskelett.

Es ist eine im ganzen Arthropodenstamme verbreitete Erscheinung, daß sich zum besseren Anheften von Muskeln Fortsätze von dem äußeren Chitinskelett in das Innere des Körpers erheben, die oft eine Duplikatur des Integumentes darstellen und in ihrer Gasamtheit als „Entoskelett" bezeichnet werden. Die einzelnen Fortsätze nennt man Entosclerite oder Apodeme, und sie tragen im folgenden zum Unterschiede von einer anderen inneren Organbildung des Prosoma, dem sogenannten Entosternum oder Entochondrit (Ray Lankester und seine Schüler) stets diese Namen.

Im Prosoma

müssen wir labrale, coxale und sternale Apodeme unterscheiden.

Ein **sternales** Apodem fand sich nur bei den ***Schizopeltidia*** *(Trithyreus cambridgei)*; es gehört dem sehr schmalen, äußerlich kaum sichtbaren Pentasternum an und stellt einen einfachen hohen Kiel dar (stap (5), Textfig. 74).

Ein **labrales** Apodem kommt allen Pedipalpen mit Ausnahme von ***Koenenia*** zu. Bei dieser Form findet man nur 2 nicht sonderlich ins Innere hervorragende Chitinverdickungen am Hinterrande des Labrums (Textfig. 22, Taf. IV, Fig.42 apd. lbr.), die gleichzeitig den Cheliceren als Angelpunkte dienen. Bei den ***uropygen*** Pedipalpen bildet es in seinem proximalen Teil den mittleren Abschnitt der großen vorderen (oberen) Apodemplatte des 2. Extremitätenpaares (apd. lbr., Taf. II. IV, Fig. 9. 44); distal (nach hinten) läuft es in eine flache, der Sagittalachse des Körpers parallel gestellte, etwas schräg nach oben aufsteigende Lamelle aus, die sich bei ***Thelyphoniden*** als ein nach vorn hin flach werdender Kiel auf den proximalen Teil des Apodemes fortsetzt (Taf. IV. V, Fig. 47. 50). Bei den ***Tarantuliden*** fehlt eine proximale, horizontal gelegene Platte des labralen Apodemes; vielmehr stellt dasselbe eine stumpfdreieckige vertikale Scheibe dar, die mit ihrem vorderen Rande an der Scheidewand, welche zwischen dem Umschlag des Carapax, dem Labrum und den beiden Cheliceren verläuft, ansitzt, an ihrer unteren Ecke fest mit dem Labrum und den beiderseitigen vorderen Apodemen der Hüften des 2. Extremitätenpaares verbunden ist (ap. sch., Taf. IV, Fig. 46. 48). Der obere Rand dieser Scheibe ist schräg nach hinten und unten gerichtet, und ventral sind an ihr, namentlich in ihrem hinteren Teile, 2 schmale, schräg horizontal gestellte Flügel entwickelt.

Coxale Apodeme kommen (mit Ausnahme der Cheliceren) an allen Beinpaaren des Prosoma vor. Bei den ***Palpigraden*** *(Koenenia)* fehlen sie oder sind wenigstens ganz unbedeutend

ausgebildet. Bei den **Schizonotiden** (*Trithyreus*) sind die vorderen Coxalapodeme des 2. Extremitätenpaares beachtenswert. Sie sind hier im proximalen Teile mit dem labralen Apodem verwachsen und verlängern sich nach hinten in je einen, sich allmählich verjüngenden, horizontal gestellten Flügel (apd. ant. 1), der seinerseits an seiner äußeren Kante eine schmale, spitzwinklig unter ihr verlaufende Leiste (apd. lst.) trägt (Taf. IV, Fig. 44). Die Coxalapodeme der übrigen Beinpaare sind bei den *Tartariden* wenig auffällig. — Die **Thelyphoniden** zeigen uns zunächst ähnliche Coxalapodeme des 2. Beinpaares (apd. ant. 1, Taf. II. IV, Fig. 9. 45). Sie erweisen sich auch hier als direkte Fortsetzung der dorsalen, inneren Wand der Coxa und basal sind sie gleichfalls mit dem labralen Apodem verwachsen. Distal verlängern sie sich ähnlich in einen horizontal nach hinten gerichteten Flügel (apd. ant. 1), dessen oberflächliche Ansicht klar aus den Figuren 9 und 45 hervorgeht. Wie bei den *Schizonotiden*, so divergieren auch hier die Innenränder der ersten vorderen Apodeme, ihr Außenrand ist basalwärts bogig nach der Mediane des Körpers zu geschweift; an ihm finden wir auch die von *Trithyreus* her bereits bekannte Leiste wieder (apd. lst., Taf. IV, Fig. 45). Am hinteren Innenrande der Coxa desselben Beinpaares bemerken wir ein niedriges, schmales „hinteres erstes Coxalapodem" (apd. pst. 1, Taf. I, Fig. 3). Das 3., seitlich inserierte Beinpaar bildet an seiner kleinen, rundlichen Insertionsfläche 3 kleine Apodeme, ein nach hinten gerichtetes „vorderes 2. Coxalapodem", ein winziges „inneres" und ein schmal-niedriges „hinteres 2. Coxalapodem" (Apod. ant. 2, med. 2, pst. 2, Taf. I, Fig. 3). Die Hüften des 4. Beinpaares entwickeln an ihrem vorderen und inneren, rundlich gebogenen Rande ein einheitliches, im vorderen Teile ziemlich horizontal, hinten schräg nach außen und oben gerichtetes Apodem. An demselben sitzt vorn ein zapfenförmiger, dreikantiger Anhang (apd. ant. 3, a) und hinten verbreitert es sich allmählich in eine ebenfalls dreikantige Platte (apd. ant. 3. b, in Fig. 3, Taf. I). Die Coxen der 5. Extremität besitzen ein „vorderes" niedriges, mit einem kleinen Zapfen versehenes (apd. ant. 4, c), sowie ein etwas höheres, schwach gewölbtes „inneres Coxalapodem" (apd. med. 4, Taf. I, Fig. 3). Die Hüften des letzten (6.) Beinpaares zeigen uns ein einheitliches, niedriges, hufeisenförmiges Apodem, das an seiner Innenecke, etwa am Vorderrande des Metasternums, in einen kurzen, breiten, gewölbten Zipfel verbreitert ist (apd. ant. 5, Taf. I, Fig. 3). Weitere Entosclerite kommen im Prosoma der *Thelyphoniden* nicht vor. — Bei den **Tarantuliden** ist das Coxalapodem-System des Prosoma kräftiger und im Zusammenhang mit der abweichenden Gestalt desselben ganz anders entwickelt. Es kommen an allen Coxen (des 2.—6. Extremitätenpaares) „vordere" und „hintere" Apodeme zur Ausbildung. Die vorderen sind groß und steigen vom 3.—6. Paar schräg nach hinten und oben auf; sie zerlegen die Höhlung des Prosoma in mehrere Abteilungen. Die hinteren sind meist klein und unscheinbar. Das „erste vordere" Paar (apd. ant. 1, Taf. IV, Fig. 46) ist ziemlich horizontal gestellt; es sitzt mit breiter Basis der Coxa der 2. Extremität an und zerfällt in einen stärker chitinisierten und pigmentierten vorderen (basalen) Teil und einen hinteren, weicheren, weißlichen Anhangssaum. Die Innenränder divergieren ein wenig, während sie gleichzeitig schwach gebogen sind; ihre Gestalt ist bei den einzelnen Vertretern der *Tarantuliden* etwas variierend. Gemäß der freien Beweglichkeit der Hüftglieder der 2. Extremität sind dieselben bei den *Tarantuliden* nur dorsal vermittels des oben geschilderten labralen Apodemes an einer schmalen Stelle fest miteinander verbunden, während bei den *uropygen* Pedipalpen die Verbindung der beiden Coxen dorsal durch das Labrum, ventral unmittelbar eine sehr innige ist, so daß nur noch eine

Bewegung längs der ventralen Verbindungslinie nach Art eines Scharnieres möglich ist. Das „hintere erste" Coxalapodem entspricht ziemlich dem gleichen der *Thelyphoniden*. Das „vordere" und „hintere" Apodem der Hüfte der 3. Extremität sind einander sehr ähnlich (apd. ant. 2, apd. pst. 2, Taf. I, Fig. 5). Ebenso zeigen die „vorderen" Coxalapodeme der 3 hinteren Beinpaare unter sich eine große Ähnlichkeit; es sind breite, dreieckige, mit ihrer stumpfen Spitze nach hinten und oben gerichtete Platten, an denen man niedrige, von der Spitze schräg nach außen verlaufende Kanten erkennt (apd. ant. 3, 4 und 5, Taf. I. II, Fig. 5. 11). Die „hinteren" Coxalapodeme sind am 4. und 5. Beinpaar niedrig und schmal, am 6. aber relativ hoch, nach der Mitte des Körpers geneigt und nach außen zu allmählich in den hinteren Insertionsrand der Coxa übergehend (apd. pst. 3—5, Taf. I, Fig. 5).

Im Opisthosoma

der Pedipalpen kommen gleichfalls Apodeme vor, die jedoch mit Ausnahme derjenigen des 2.—4. Segmentes weniger auffällig sind. Dem 1. (praegenitalen) und 5.—11. oder 12. Segmente fehlen überhaupt eigentliche Apodeme, wenn man nicht etwa die „muscular stigmata" Lankesters und anderer englischer Autoren mit zu ihnen rechnen will. Solche „Muskeleindrücke" bemerkt man bekanntlich besonders deutlich bei den großen Pedipalpen, doch kommen sie in weniger ausgeprägter Weise auch den *Tartariden* (*Trithyreus*) und *Palpigraden* (*Koenenia*) zu. Ihre Zahl richtet sich naturgemäß nach der Zahl der vorhandenen Dorsoventralmuskelpaare, dorsal bis zu 8 Paaren (bei *Thelyphoniden* und *Tarantuliden*), ventral dagegen nur auf der 5. bis 8. und eventuell noch 1 Paar auf der praegenitalen Bauchplatte bei den letzt genannten Formen. Bei *Koenenia* gewahrt man sie nur auf der Bauchseite im 4. bis 6. Segment, wenn sich die zu ihnen gehörenden Muskelpaare kontrahiert haben. Daß man diese Muskeleindrücke auf der Ventralseite nicht auch im 2.—4. Segment findet, hat seinen Grund in der Ausbildung besonderer Apodeme am Vorderrande des 3. und 4. Sternits, sowie in der sehr bemerkenswerten Verlagerung, welche die beiden ersten Dorsoventralmuskelpaare des Hinterleibes mit ihren ventralen Insertionspunkten erfahren haben. Freilich zeigt das große Genitaloperculum mehrere, meist symmetrisch angeordnete, schwache Vertiefungen, wenn man es von unten betrachtet; dieselben entsprechen aber nicht denen der gleichen Rückenplatte, sondern rühren von Muskeln her, die zu den Ausführungsgängen der Geschlechtsorgane resp. deren Anhangsgebilden in Beziehung stehen, oder besonders differenzierte Segmentalmuskel sind, die weiter unten beschrieben werden.

Das hintere der beiden oben angeführten Apodeme, welches morphologisch dem 4. Segment angehört, liegt am Vorderrande des 4. Sternits und ist in ziemlich ähnlicher Weise bei *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* entwickelt. Es stellt bei den ersteren eine schmale, sich zwischen dem 2. Lungenpaar ausdehnende Leiste dar, die seitlich je eine breitere oder schmälere spitzovale Platte zeigt (urst. 4 apd.), auf der der 4. Tergosternalmuskel aufsitzt (Taf. V, Fig. 58 und 60). Bei den *Tarantuliden* ist jene Leiste weniger ausgeprägt (einigermaßen deutlich nimmt man sie meist nur im weiblichen Geschlecht wahr), an ihren Seiten erkennt man aber gleichfalls in Form je eines kleinen Höckers die ventralen Insertionsflächen des 4. bewußten Muskelpaares (urst. 4, apd. lt., Taf. V, Fig. 64). Bei *Tartariden* und *Palpigraden* konnte ich ein derartiges Apodem nicht auffinden, doch ist meine Angabe für die ersteren noch unmaßgeblich, da mein Material nicht dazu ausreichte, auch diese Frage sicher zu lösen.

Das vordere Apodem, welches eine nach vorn gerichtete Fortsetzung der 3. Bauchplatte des Hinterleibes ist, stellt zugleich die Wände des Uterus externus dar. Freilich wird an deren Aufbau wohl auch die Verbindungshaut des 2. und 3. Sternits beteiligt sein, und vielleicht in der Weise, daß letztere die ventrale, das Apodem der 3. Bauchplatte die dorsale Wand der äußeren Geschlechtshöhle bildet. Man kann daher die Wände desselben nicht ohne weiteres als Apodeme bezeichnen, wenn man nicht etwa den ganzen Uterus externus als solches auffassen will, was vom vergleichend morphologischen Standpunkt aus wohl berechtigt sein dürfte. Bei der mannigfachen Komplikation, welche teilweise der Uterus externus der Pedipalpen aufweist, und die ohne Studium der Ausführungsgänge und Anhangsorgane des Genitalsystems nur schwer zu verstehen ist, halte ich es für ratsam, an dieser Stelle nicht näher darauf einzugehen, als zur Beschreibung der hier entwickelten Muskulatur unbedingt nötig ist. Dafür ist nun zu bemerken, daß bei allen Pedipalpen (bei *Koenenia* nur andeutungsweise) entsprechend den apodemalen Verhältnissen des 3. Segmentes (siehe oben) innenseitlich des 1. Lungenpaares ein kleiner, zipfelförmiger Anhang ([ap.] 93 resp. 88) am Uterus externus vorhanden ist, dessen dorsale Fläche dem 3. Dorsoventralmuskel zur Insertion dient (Taf. V. VI, Fig. 58, 60, 63, 80, 91, 92). Außerdem finden wir bei männlichen *Thelyphoniden* vor diesem noch ein zungenförmiges Anhangspaar (dhvz) am Uterus externus, an dem 2 nachher zu beschreibende Muskeln befestigt sind. Alle übrigen Einzelheiten des Uterus werden bei Behandlung des Genitalsystems besprochen werden.

Endlich sind noch die Lungeneinstülpungen der *Uro-* und *Amblypygi* zu erwähnen, die, wie der Uterus externus, eine gewisse Ähnlichkeit mit Apodemen besitzen und seitlich am Hinterrande des 2. und 3. Segmentes gelegen sind (lgp [ap] 1 und 2, Taf. V. VI, Fig. 58, 60, 76, 91). Selbstverständlich finden wir deren bei *Koenenia* keine und bei *Trithyreus* nur ein (vorderes) Paar.

B. Das Entosternum (Entochondrit).

Wie die Kenntnis des Baues des Chitinpanzers samt seinen inneren Bildungen zur Beschreibung des Muskelsystems eines Arthropods unbedingt erforderlich ist, so gilt das gleiche von der für die Cheliceraten so charakteristischen, inneren, sehnigen Platte des Prosoma, dem Entosternum oder Entochondrit. Wahrscheinlich selbst aus der Umwandlung gewisser Muskelbündel entstanden, dient es zahlreichen anderen Muskeln zum Ansatz. Ich möchte daher mit einigen Worten noch auf das Entosternum der Pedipalpen eingehen, das mir glücklicherweise von allen 4 Hauptvertretern vorgelegen hat. Allerdings hat in jüngster Zeit Pocock (52) diesem Organe eine vergleichende Beschreibung zuteil werden lassen, welcher er speziell für das Entosternum unserer Tiere 3 Figuren beigefügt hat. Da er jedoch, wie begreiflicherweise auch seine Vorgänger E. Blanchard und Schimkewitsch (59), mit keinem Worte auf die entsprechenden Bildungen bei *Trithyreus* (und *Koenenia*) eingegangen ist, so wird es für meine Zwecke das beste sein, wenn ich nochmals alles Wissenswerte über das Entosternum der Pedipalpen hier zusammenfasse.

Die einfachste und für eine genetische Erklärung dieses Organes zweifellos interessanteste Form bietet das Entosternum von ***Trithyreus cambridgei*** (Thor.) (Textfig. 14). Es besteht aus 2 Längsstämmen, die hinten durch eine nur wenig breitere Brücke und vorn, etwa zwischen dem 4. und 5. Extremitätenpaar, durch ein schmales, im Bogen nach unten hängendes Band

(ntstqv) verbunden sind. Von den Längsstämmen gehen nach oben und unten, sowie auch seitlich Fortsätze aus, welche in Muskelbündel übergehen und die Fixierung des Entosternums

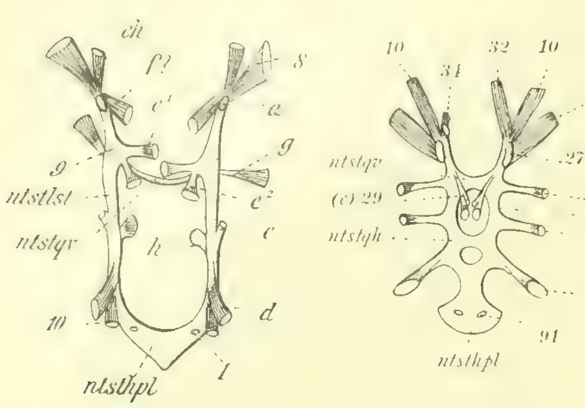


Fig. 14.
Trithyreus cambridgei (Thor.) ♀.
Das (prosomale) Entosternum samt seinen Apophysenmuskeln; vom Rücken aus gesehen.

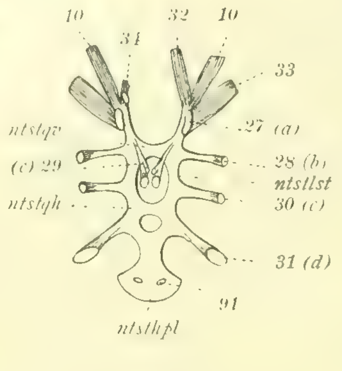


Fig. 15.
Thelyphonus caudatus (L.)
Dasselbe; die Muskeln 10, 32 bis 34 gehen an die Grundglieder der ersten 3 Extremitäten.

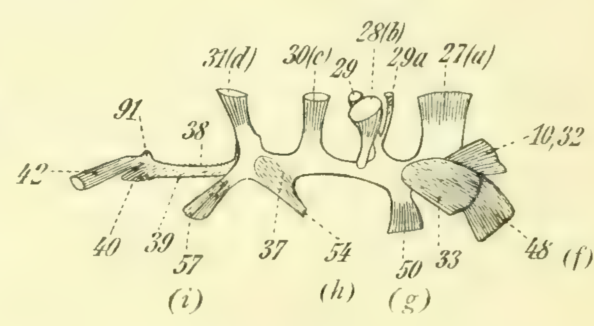


Fig. 16.
Dasselbe von der Seite gesehen; außer den eigentlichen Apophysenmuskeln sind noch einige andere (33, 38—40, 42) angedeutet.

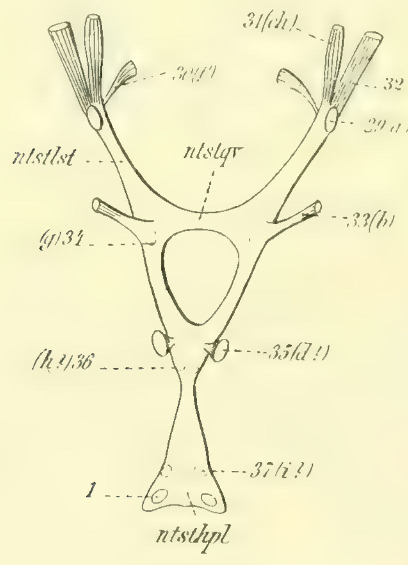


Fig. 17.
Koenenia mirabilis Gr.
Das Entosternum von oben gesehen; Muskel 31 (ch) und 32 gehen an die Grundglieder der ersten zwei Extremitäten.

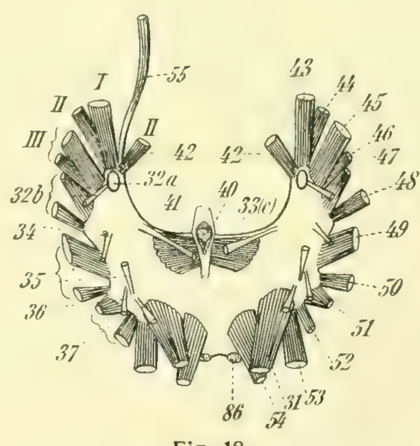


Fig. 18.
Tarantula palmata (Hbst.).
Das Entosternum samt seinen Apophysen und den Muskeln, die an die Grundglieder der Extremitäten (I—VI), an den Vorderdarm (41) und an den Hinterleib gehen; die ventrale vorderste Apophyse mit ihrem Muskel (55) ist nur auf der linken Seite gezeichnet. Rückenansicht. Die ventralen Hüft-Entosternum-Muskeln sind natürlich nicht zu sehen.

in seiner horizontalen Lage vermitteln[1], indem sie dorsal am Carapax, oder ventral an einem Sternum resp. der Coxa einer Extremität angeheftet sind. — Wir unterscheiden zuvorderst

[1] Bertkau (9) vertritt schon diese Ansicht; er glaubt, daß die zugehörigen Muskelbündel nur wenig kontraktil seien (p. 405).

eine dorsale Apophyse (a), weiter hinter dieser, ungefähr auf gleicher Breite mit der vorderen Querkommissur 4 Apophysen, von denen die eine (g) ventral entspringt und seitlich (ventral?) gerichtet ist, eine zweite (9) ein wenig vor dieser ebenfalls ventral abgeht und direkt zur Bauchseite des Tieres führt, die zwei anderen (e^1 und e^2) mit gemeinsamer Wurzel dorsal und innenseitlich am Längsstamm festsitzen und schräg nach oben, hinten und innen gerichtet sind. Zwei weitere Fortsätze finden wir etwa in der Mitte zwischen der vorderen und hinteren Querbrücke, einer (c) außenseitlich nach oben, der andere (h) innenseitlich nach unten neigend. Endlich deuten jederseits 2 Muskeln, die fast an der hinteren Grenze der Längsbalken entspringen, das Vorhandensein eines 4. dorsalen Anhanges an (d).

Nicht unähnlich ist das Entosternum der **Thelyphoniden** gebaut (Textfig. 15, 16, Taf. II, Fig. 8). Wir erkennen noch deutlich die beiden Längsstämme, die hier aber durch 3 Querbrücken verbunden sind, wodurch es zur Bildung der bekannten 2 rundlichen Löcher kommt; von diesen ist das vordere größer und elliptisch, das hintere kleiner und mehr rundlich queroval. Die hintere Querbrücke (ntsthpl), welche der gleichen von *Trithyreus* entsprechen dürfte, verlängert sich nach hinten und bildet nach vorheriger Einschnürung eine breite halbkreisförmige Platte, deren Gestalt übrigens von Pocock nicht genau wiedergegeben worden ist (cf. Textfig. 15). Apophysen sind bei den *Thelyphoniden* in etwas größerer Anzahl entwickelt als bei den *Schizonotiden.* Zuvorderst haben wir wiederum einen dorsalen, senkrecht gerichteten Anhang (a, 27), dem auf der Ventralseite ein ähnlicher (f, 48) entspricht; hinter diesen, ungefähr auf gleicher Breite mit der vorderen Querbrücke, folgen 3 weitere Apophysen, von denen eine (g, 50) ventral (und von den genannten dreien am weitesten vorn) entspringt und auch in dieser Richtung ein wenig schräg nach vorn verläuft, eine (b, 28) seitlich abgeht und schräg nach oben gerichtet ist, die letzte (e, 29 und 29a) etwa in der Mitte zwischen dem Längsbalken und der vorderen Querbrücke ansitzt und — wie bei *Trithyreus* — gegabelt nach oben, hinten und innen zieht; die beiden letzten Gabeläste liegen hintereinander. Etwas vor der mittleren Querbrücke befindet sich ein weiterer seitlicher Anhang (c, 30), der ebenfalls schräg seitlich nach oben verläuft. Sodann ist eine dritte seitliche Apophyse, die etwas stärker und mehr seitlich nach hinten und oben gerichtet ist, zu sehen (d, 31); sie zweigt etwa auf gleicher Breite mit dem hinteren foramen entosternale vom Längsbalken ab. Unter ihr liegen dann noch zwei zartere Anhänge (h, 54 und i, 57), deren einer schräg nach vorn und unten, deren anderer entsprechend nach hinten zieht; sie zeigen übrigens nicht jenen festen, sehnigen Bau der anderen Apophysen, sondern haben mehr ein häutiges Aussehen und etwas unregelmäßige Gestalt. Einen 5. dorsalen Anhang (91), von dem Pocock berichtet, fand ich in Form eines kleinen Höckerpaares an gleicher Stelle auf der hinteren Platte des Entosternums; diese Höcker sind aber, wie wir hernach noch sehen werden, keineswegs einem der erst genannten Apophysen homolog und daher für uns auch weniger wichtig.

Wieder anders ist das Entosternum bei den **Palpigraden** gebaut (Textfig. 17). Es finden sich gewisse Anklänge an dasjenige von *Thelyphonus* sowohl wie auch von *Trithyreus.* Mit dem der letztgenannten Form hat es das Vorhandensein von nur einem Foramen, resp. zwei Querbrücken, mit dem der *Thelyphonen* die Ausbildung einer hinteren breiten Platte gemein, deren Gestalt einem hohen gleichschenkligen Dreieck ähnelt, dessen Spitze mit der hinteren Kommissur der beiden Längsbalken verbunden ist. Diese verlaufen nicht parallel zu einander, sondern konvergieren nach hinten und divergieren folglich nach vorn zu, sodaß die vordere

Querbrücke (ntstqv) die hintere bedeutend an Breite übertrifft. Die Längsstämme ragen etwa um $^{1}/_{3}$ der Länge des ganzen Entosternums über die vordere Querverbindung nach vorne vor, nicht ganz bis an den Hinterrand der Coxen des 3. Extremitätenpaares. An ihrem vorderen Ende finden wir die erste dorsale und ventrale Apophyse der *Thelyphoniden* und *Schizonotiden* wieder (a, 29 und f, 30); auf gleicher Breite mit der vorderen Querbrücke sehen wir einen laterodorsalen, sowie einen ventralen Anhang (b, 33 und g, 34); etwas hinter dem Hinterrande des Foramen einen dorsalen und noch etwas weiter caudalwärts einen ventralen (d? 35 und h? 36), schließlich ein wenig vor dem Hinterrande der hinteren entosternalen Platte abermals einen ventralen, schräg nach hinten und außen gerichteten Fortsatz (i? 37), während hier dorsal, wie bei den übrigen Pedipalpen und *Araneen,* das 1. opisthosomale Dorsoventralmuskelpaar inseriert (1).

Eine völlig abweichende Gestalt besitzt das Entosternum der **Tarantuliden,** welches eine weit größere Übereinstimmung bekanntlich mit dem der *Araneen* als mit dem der offenbar näher verwandten *uropygen* und *palpigraden* Pedipalpen aufweist. Es stellt eine halbkreisförmige Platte dar, die vorne in zwei seitliche Hörner ausgezogen ist, welche dem vorderen Teile der Längsbalken des Entosternums der anderen Formen entspricht (Textfig. 18, Taf. II, Fig. 11). Am Seitenrande ist dasselbe in 5 stumpfe Zipfel ausgezogen, an denen Muskeln ansitzen, die zwischen dem Entosternum und den Coxen der 5 letzten Extremitätenpaare ausgespannt sind. Ein niedriger, auf einer schwachen Verdickung beruhender Rücken zieht sich vom vorderen Seitenhorn, in geringer Entfernung vom Seitenaußenrande, bis ziemlich an das hintere Ende der Entosternalplatte; derselbe verrät uns gewissermaßen den alten Längsbalken, den wir erst kennen lernten, und der hier mit dem der anderen Körperseite nicht durch wenige schmale Querbrücken, sondern in seinen hinteren zwei Dritteilen durch eine breite Fläche verbunden worden ist, wie es schon Pocock angenommen hat. Auf jenem seitlichen Rücken entspringen auch die dorsalen Apophysen. Ganz vorn die bekannte 1. Apophyse (32a), die hier aber zum Unterschied von *Uropygen* und *Palpigraden* einen seitlichen Nebenast aufweist (32b). Auf gleicher Breite etwa mit dem Vorderrande der Verbindungsfläche der ursprünglichen Längsbalken stehen 2 weitere Anhänge, deren einer (34) nach hinten und etwas außenseitlich, deren anderer (33) nach hinten und der Körpermitte zu gerichtet ist. Ein weiteres Paar nimmt seinen Ursprung ein wenig vor der Mitte der großen Entosternalfläche, die eine Apophyse (35) nach vorne, die andere (36) schräg nach hinten aufsteigend. Der hinterste Anhang hat endlich seine Wurzel nahe denen des vorletzten Paares, etwas mehr der Mitte des Körpers zugerückt (37); er steigt schräg nach innen auf. Von ventralen Fortsätzen ist nur einer (55) entwickelt, der in ziemlich gerader Richtung nach vorn verläuft und auf einer stark chitinisierten Platte des weichhäutigen Coxalfeldes der Coxopoditen der 2. Extremität befestigt ist (die Platte siehe auf Taf. II, IV, Fig. 11, 46, 48 chn), was zuerst Pocock richtig angegeben hat. —

Bezüglich der Lage des Entosternums ist noch zu bemerken, daß sein vorderes Ende stets hinter der Coxa der 3. Extremität gelegen ist, während es sich bei den *Uro-* und *Amblypygen* bis nahezu an den hinteren Rand, bei *Palpigraden* nur etwas hinter den vorderen Rand der Coxa der 6. Extremität ausdehnt. Auf mehrere theoretische Fragen, die sich auf dies Organ beziehen, soll am Schlusse der Darstellung des Muskelsystems kurz eingegangen werden. Hier müßte manches bereits vorweg genommen werden, was in den folgenden Zeilen erst beschrieben wird.

C. Das Muskelsystem.

Wie ich bereits eingangs hervorhob, möchte ich in diesem Kapitel nur die Rumpfmuskeln der Pedipalpen behandeln, und zwar vornehmlich nur der *Thelyphoniden* und *Tarantuliden*. Von *Trithyreus* und *Koenenia* sollen nur die wichtigeren Punkte des Muskelsystems vergleichsweise dargestellt werden, während eine ausführliche Beschreibung desselben speziellen Untersuchungen überlassen bleiben muß.

Die zahlreichen Muskeln werde ich in folgenden Gruppen gesondert beschreiben:

1. Längsmuskeln (Musculi longitudinales);
2. Tergosternalmuskeln (Musculi dorsoventrales);
3. Muskeln, verbunden mit dem prosomalen Entosternum;
4. die mit den Coxalgliedern der Extremitäten verbundenen mit Ausschluß einiger, schon in 3 genannten; sie sitzen sämtlich mit dem oberen Ende dem Carapax an;
5. die am Vorder- und Enddarm inserierenden Muskeln (siehe unter Kapitel VIII 1 und 3);
6. die Muskeln der Lungen, Ventralsäckchen und die opisthosomalen Blutkreislaufmuskeln;
7. die Muskeln der Geschlechtsausführungsgänge und deren Anhangsorgane.

1. Längsmuskeln (Musculi longitudinales).

Alle Segmente des Opisthosoma werden gegenseitig durch Längsmuskeln bewegt, wie gleicherweise auch die Bewegung des Hinterleibes gegen den Vorderleib, resp. die umgekehrte durch die Longitudinalmuskeln vermittelt wird. Infolge des Vorhandenseins eines einheitlichen Rückenschildes (Carapax), welches sämtliche primären Segmente des Prosoma bedeckt, hat dieses dagegen ein eigenes Längsmuskelsystem verloren *(Thelyphonidae, Tarantulidae)*; nur bei *Tartariden* und *Palpigraden*, welche offenbar sekundär eine Gliederung des Carapax wieder erworben haben, finden wir auch entsprechende Muskeln, welche die Teilstücke des Carapax miteinander verbinden und ihre gegenseitige Bewegung ermöglichen.

a. Prosoma.

α. Echte prosomale Längsmuskeln.

Bei *Trithyreus cambridgei* konnte ich dieselben nicht genauer studieren; bei *Koenenia mirabilis* fand sich ein zartes Muskelpaar (16), welches das Metapeltidium mit dem Propeltidium verbindet (Textfig. 21. 28); wahrscheinlich besitzt die Sternalseite des Prosoma bei diesem Tier auch Längsmuskeln, die ich aber nicht untersucht habe.

Bei den *Thelyphoniden* konstatieren wir gerade auf dieser Körperseite ein sehr zartes Muskelpaar (65), welches Penta- und Metasternum verbindet (Taf. II, Fig. 9).

Andere prosomale echte Längsmuskeln sind mir nicht bekannt geworden.

c. Längsmuskeln, welche die Bewegung des Hinterleibes gegen den Vorderleib vermitteln.

Koenenia (Textfig. 27. 28), Das obere Hauptlängsmuskelpaar des Hinterleibes (17) setzt sich bis an den Vorderrand des Metapeltidiums fort und dient so in seinem vordersten Abschnitt als Levator opisthosomatis. In ähnlicher Weise geht auch das untere Längsmuskelpaar (18) in das Prosoma hinein und es schien mir am Hinterrande des Entosternums befestigt zu sein. (Ein diesem vordersten Abschnitt des Muskels 18 entsprechender findet sich auch mit aller Wahrscheinlichkeit bei den *Tarantuliden* [84] [und *Thelyphoniden* [42]].) Andere Muskeln, die Vorder- und Hinterleib bei *Koenenia* verbinden, habe ich nicht untersucht, wahrscheinlich finden sich aber bei ihr noch wenigstens ventrale Längsmuskeln, die denen der No. 85 und 66 der *Tarantuliden* und *Thelyphoniden* gleichwertig sind.

Thelyphoniden (Taf. II, III, Fig. 7—9. 13). Dorsal. Ein relativ schlanker, langer Muskel (24, Taf. II, Fig. 7) liegt dicht an, z. T. über dem Herzen und ist vorn nahe der Mittellinie des Carapax in dessen hinterem Viertel (cf. Textfig. 22), hinten am Vorderrande des 1. Urotergits, neben dessen kleinem Vorplättchen, befestigt. Unter diesem Muskel befindet sich ein ähnlicher (24 a, Taf. III, Fig. 13), der sich über dessen hinteren Insertionspunkt hinaus innerhalb des 1. Dorsoventralmuskelpaares des Hinterleibes bis an den Vorderrand des 2. Urotergits fortsetzt. Neben dem zuerst genannten Levator opisthosomatis rectus primus (24), ebenfalls an der Gelenkhaut zwischen Prosoma und dem 1. Urotergit, ist der Levator opisthosomatis obliquus (25, Fig. 7. 13), dessen vorderer Insertionspunkt hinter dem des Muskels 24 gelegen ist, befestigt.

Ventral. Ein ziemlich breiter kräftiger Depressor opisthosomatis (rectus) (66, Taf. II, Fig. 9) zieht vom Vorderrande des Metasternums (jederseits der Körpermittellinie) an den Vorderrand des 1. Urosternits.

Tarantuliden (Taf. II, III, Fig. 10—12. 14). Dorsal. Die Levatores opisthosomatis (recti) sind hier kürzer, stärker und einheitlich entwickelt (30) und bedecken ganz den prosomalen Ausläufer des Herzens; hinten sind sie am Vorderrande des 1. Urotergits, vorn am Carapax, ziemlich weit hinten und der Mittellinie genähert (Textfig. 23), befestigt. Unter ihnen finden sich die vordersten Faserbündel des Hauptlängsmuskelpaares des Hinterleibes (96—102), das vom Hinterrand des Carapax aus sich bis an den Vorderrand des 8. Segmentes hinzieht, wie wir gleich noch näher sehen werden.

Ventral. Die Depressores opisthosomatis (85) sind hier bedeutend schwächer entwickelt als bei den *Thelyphoniden,* was wohl mit der Reduktion des 1. Urosternits zusammenhängt. Nach hinten setzt sich dies Muskelpaar meist zunächst einheitlich fort (vergl. den folgenden Absatz).

b. Opisthosoma.

Koenenia (Textfig. 21. 26). Dorsal wie ventral haben wir je ein Hauptlängsmuskelpaar zu verzeichnen, ein im Hinblick auf die Anordnung der Längsmuskulatur der *Anneliden* recht bemerkenswertes Faktum.

Das dorsale Paar (17) lernten wir bereits im Prosoma kennen; es setzt sich vom Vorderrande des Metapeltidiums innerhalb der Dorsoventralmuskelpaare bis an den Vorderrand des 9. Hinterleibssegmentes fort und zerfällt in so viele Teilmuskeln, als es Segmente durchläuft.

Das ventrale Paar (18) verläuft in entsprechender Weise vom Hinterrande des Entosternums bis zum Vorderrande des 11. (letzten) Segmentes, jedoch außenseitlich der Dorsoventralmuskel, wie bei *Trithyreus* und den *Tarantuliden*. Kurz vor dem sogenannten Postabdomen sind die Faserbündel desselben etwas stärker (ein wenig übrigens auch die des dorsalen Paares), und vermutlich haben wir hier eine analoge Muskelbildung vor uns, wie bei den *Uropygen* (cf. pg. 39).

Dorsale Längsmuskeln des Postabdomens habe ich nicht in der Weise vorgefunden, wie bei den *Uropygen* (siehe unten), sondern nur als 2 Paar obliqui (25. 26), die eine Hebung und zugleich Drehung des 10. gegen das 9. und des 11. gegen das 10. Segment besorgen; die gleichen Muskelpaare besitzen jedoch auch die *Thelyphoniden* (ob auch *Trithyreus*?).

Weitere zarte Längsmuskeln fand ich seitlich, und zwar je 6, die den Vorderrand des 4.—9. Segmentes mit der Fläche des je vorhergehenden verbinden (19—24). Entsprechende Muskeln sind mir von den anderen Pedipalpen nicht bekannt geworden.

Andrerseits fehlen bei *Koenenia* anscheinend die normalen, breiten Segmentalmuskeln, die sich bei den *Uro-* und *Amblypygen*, wie übrigens den meisten arthrogastren Arachniden vorfinden.

Thelyphoniden (Taf. III, V, Fig. 13. 57—60). Dorsal. Zu oberst, der Hypodermis direkt anliegend, konstatieren wir eine Serie von Muskeln, die die einzelnen Tergite miteinander verbinden und ihre gegenseitige Bewegung vermitteln. Sie sind stets am vorderen Rande des nächstfolgenden und auf der Fläche des je vorhergehenden Urotergits befestigt; nur in den vorderen 3 Segmenten (1—3) füllen sie ziemlich die ganze Länge derselben aus (wogegen sie in der Breite gegen die der folgenden 5 Ringe zurückstehen), während sie dort kaum die Hälfte der zugehörigen Tergite lang sind; in der Mediane des Körpers lassen sie im 2.—8. Segment einen Raum für das Herz frei (101—108).

Die entsprechenden Muskeln des „Postabdomens" sind bedeutend schmäler, aber auch desto kräftiger entwickelt (109—111). Sie dienen in Gemeinschaft mit den zugehörigen ventralen Muskeln (143—145) nicht nur dazu, die letzten Leibesringe, soweit es die Zwischenhäute zulassen, ineinander zu schieben, sondern — je nachdem sich abwechselnd nur die dorsalen oder die ventralen Bündel kontrahieren — dem Auf- und Niederkrümmen des kleinen schwanzbewehrten Postabdomens. Das vorderste dieser 3 Muskelpaare, der Levator caudae superior (109), ist hinten am Vorderrande des 10. Segmentes und vorne auf der Vorderfläche des 9. Urotergits befestigt; das mittlere, der Levator caudae medius (110) am Vorderrande des 11. Segmentes und vorn auf der Hinterfläche des 8. Tergits; das hinterste Paar (111), der Levator caudae inferior, am Vorderrande des Aftersegmentes und vorn auf der Fläche des 8. Urotergits, wo es etwa bis zwischen das letzte Dorsoventralmuskelpaar (98) reicht. Mithin sind die fraglichen 3 Muskelpaare so angeordnet, daß das 1. vom 2. vorn und hinten und dieses wieder vom 3. in gleicher Weise in seiner Länge begrenzt wird.

Außer diesen Segmentalmuskeln finden sich an den vorderen 4 Tergiten noch eine Reihe anderer zumeist von den erst genannten überlagerter Muskeln.

Ein kleiner schmaler unpaarer, genau in der Mittellinie des Rückens gelegener Muskel verbindet die kleine Vorplatte des 1. Urotergits mit dem Vorderrande des 2. (100).

Ein kräftiges Muskelbündel zieht (jederseits) von der Vorderfläche des 1. Tergits etwa in die Mitte des 2., wo es vorn und innenseitlich die Insertionsfläche des 2. Dorsoventralmuskels

umfaßt (113). Von hier setzt sich der Muskel bis etwa an den 3. Dorsoventralmuskel fort (114), wo sich dann weiter bis an den Vorderrand des 4. Tergits ein letzter entsprechender Muskel (115) anschließt.

Zwei Muskelpaare verbinden die Seitenplatten des 1. Urotergits mit dem 3. Das eine (116) verläuft gradlinig außenseitlich der Muskeln 113 und 114, sowie der 2. Dorsoventralmuskeln, um eben vor der Haftfläche der 3. aufzuhören. Das andere, bedeutend zartere (117), ist seitlich am Vorderrande des 3. Tergits befestigt.

Ein letzter, vorn an der Seitenplatte des ersten Tergits und hinten am Vorderrande des 4. ansitzender, vorn sehr schmaler, hinten sich verbreiternder Muskel (118) verläuft zwischen dem Seitenrande des Körpers und den Dorsoventralmuskeln.

Im Aftersegment dehnen sich die relativ kräftigen Muskeln aus, welche der Bewegung des Flagellums dienen. Es sind ihrer 2 Paar (153. 154), die, nacheinander in Aktion versetzt, den Schwanz in Rotation bringen. Das eine Paar, die Rotatores flagelli superiores (153), geht von der dorsalen, dorsolateralen und lateralen vorderen Fläche des besagten Segmentes aus, indem die Fasern stark konvergieren und dorsolateral an der Schwanzwurzel inserieren (Taf. V, Fig. 54). Das andere Paar, die Rotatores flagelli inferiores (154), geht von der dorsalen Fläche und dem dorsalen bis lateralen Vorderrande desselben Segmentes aus, während die gleichfalls sehr konvergierenden Fasern ventrolateral an der Wurzel des Telsons angeheftet sind (Taf. V, Fig. 53).

Ventral. In mancher Beziehung bietet das Muskelsystem der Ventralseite des Hinterleibes ein ähnliches Bild dar, wie das der Rückenseite, namentlich vom 4. Segment ab nach hinten. Mit der Ausbildung der beiden Lungenpaare im 2. und 3. Segment und der Geschlechtsausführungsgänge im 2. hat hier jedoch das Muskelsystem eine besondere Differenzierung erfahren.

Fassen wir zunächst die der Körperwand anliegenden Segmentalmuskeln ins Auge. In Korrespondenz zu Muskel 101 ist Muskel 166 entwickelt, welcher die Bewegung des 1. gegen das 2. Urosternit vermittelt; hinten ist er auf der Vorderfläche des sogen. Genitaloperculums, vorn seitlich am Hinterrande des 1. Urosternits und meist auch ein kleines Stück an dem angrenzenden Teile der arthrodialen Membran befestigt (Taf. V, VI, Fig. 60. 78).

Die Reste der beiden nächstfolgenden Segmentalmuskeln erkennen wir (jederseits) einmal seitlich unter den Vorderzipfeln der großen Lungenapodeme; der 2. (167a) auf der hinteren Seitenfläche des Genitaloperculums und dem Vorderrande des 3. Urosternits, der 3. (168a) in ähnlicher Weise auf der hinteren Seitenfläche der 3. und dem Vorderrande der 4. Bauchplatte angeheftet (Taf. V, VI, Fig. 60. 78). Daß wir es bei ihnen mit den Resten der Segmentalmuskeln zu tun haben, geht am deutlichsten aus den Verhältnissen des ♀ Geschlechts hervor. Als weitere Reste derselben Segmentalmuskeln müssen wir sodann wohl einige kleine Muskeln auffassen, welche die Apodeme des 3. und 4. Urosternits mit dem unter ihnen gelegenen Teile der vorhergehenden Sternite verbinden. So läuft ein kurzer, aber kräftiger Muskel (♂ 163, ♀ 167b) von der (vorderen) ventralen Fläche des seitlichen Apodemes des Uterus externus, auf dem der 3. Dorsoventralmuskel aufsitzt, ein wenig schräg nach vorn unten an das Genitaloperculum, und seine untere Haftfläche gibt sich von außen betrachtet als eine flache Grube zu erkennen. Beim Männchen liegt er der vorderen Wand der Samenblase eng an. Weitere, nur noch kleinere und leicht zu übersehende Muskelfasern (168b und c) sind zwischen der

Unterseite des (vorderen) Apodemes des 4. Urosternits und der unter diesem gelegenen Fläche des 3. Sternits ausgespannt, und zwar bei ♂ und ♀ in gleicher Weise (Taf. V, VI, Fig. 59. 60. 76).

Die Segmentalmuskeln der folgenden 5 Segmente sind ähnlich denen des Rückens, nur zerfallen sie nicht wie diese in eine rechte und linke Hälfte, mit Ausnahme des 4. (138), wie sie auch keine mittlere Partie frei von sich lassen (138—142).

Den dorsalen geraden Längsmuskeln des Postabdomens, den Levatores caudae (109 bis 111), entsprechen, wie ich oben bereits andeutete, ventrale Muskelpaare, Depressores caudae (143 bis 145), in genau der gleichen Ausbildung und Anordnung. Hinzu kommt jedoch noch ein Obliquus-Muskelpaar (146), welches seitlich ventral am Vorderrande des 10. Segmentes befestigt ist und offenbar der seitlichen Bewegung des Postabdomens dient. Ferner verbindet ein schmaler, aber sehniger unpaarer Muskel (151) die beiden letzten Hinterleibsringe in der ventralen Mittellinie (Taf. III, V, Fig. 13. 53).

Außer dem eben beschriebenen ersten obliquus besitzen die beiden letzten Segmente noch 2 Paar kleiner Obliqui, je 1 Paar ventral (147. 148) und dorsal (149. 150). Das letztgenannte Paar geht von der ventralen Seitenfläche des 1. resp. 2. Postabdominalringes aus und inseriert dorsal am Vorderrande des jeweilig folgenden (11. und 12.) Segmentes; das ventrale Paar geht von der mittleren Ventralfläche derselben Ringe in entsprechender Weise an die ventrolateralen Vorderränder der nächstfolgenden. —

Im 2. und 3. Segment sind außer den erstgenannten Resten der ursprünglichen Segmentalmuskeln mehrere, teilweise sehr starke Muskeln entwickelt, welche allerdings z. T. in Beziehung zu den Geschlechtsteilen treten, am besten aber hier im Zusammenhang mit der übrigen Muskulatur beschrieben werden. Dieselben sind sämtlich zwischen dem 1. Urosternit und den beiden mesosomalen Apodemen, von denen ja das vordere den Uterus externus bildet, ausgespannt. Sie sind in beiden Geschlechtern, wie auch in verschiedenen Gattungen nicht völlig gleich gestaltet, wenn auch stets die gleichen Elemente vorkommen.

Zu oberst zieht ein starker Muskel vom Hinterrande des 1. Urosternits bis an das Apodem des 3. Dorsoventralmuskels (156), dieses am seitlichen und vorderen Rande umgreifend. Eine Fortsetzung dieses Muskels bildet im folgenden Segment der Muskel 157, der die Basalflächen des 3. und 4. Dorsoventralmuskels verbindet; mehr oder weniger zahlreiche Fasern desselben inserieren auch am mittleren Teile des (vorderen) Apodemes des 4. Urosternits (Taf. III, V, Fig. 13. 57).

Der zwischen diesen beiden Muskelpaaren gelegene Raum wird durch weitere Muskelbänder ausgefüllt. Ein Muskel (158), in seiner vorderen äußeren Hälfte von Muskel 156 bedeckt, geht vom Hinterrande des 1. Urosternits bis etwa in die Mitte der Rückenwand des Uterus externus, oder auch noch weiter nach hinten (Taf. III, V, Fig. 13. 57. 59). Bei männlichen und weiblichen *Thelyphonus caudatus* (L.) verlaufen seine Fasern ziemlich parallel von vorne nach hinten, indem sich weiter nach hinten an sie die Fasern des nächstfolgenden Muskels 159 ansetzen, der hinten am Mittelteile des Apodemes des 4. Sternits befestigt ist. Durch diese beiden Muskeln wird der ganze Uterus externus bei der genannten Form bedeckt, was bei ♀ *Mastigoproctus giganteus* (H. Luc.) nicht der Fall ist (Taf. V, Fig. 57). Hier verjüngt sich Muskel 158 nach hinten, um seine Insertion an einem dreizackähnlichen flachen Apodem in der Mitte der Rückenwand des Uterus externus zu finden, von wo aus auch der folgende Muskel (159) an das des öfteren genannte Apodem des 4. Segmentes abgeht. Der

große Muskel 158 bedeckt endlich noch einen tiefer gelegenen (160), der zusammen mit ihm vom Hinterrande des 1. Urosternits abgeht und bei ♂ *Thelyphonen* (Taf. III, Fig. 13) [desgleichen bei ♀ *Mastigoproctus giganteus* (Taf. V, Fig. 57)] an den Vorderrand der dorsalen Höhlung des Uterus externus zieht, bei ♀ *Thelyphonen* sich dagegen weiter nach hinten ausdehnt, aber vor dem über ihm gelegenen Muskel 158 aufhört (Taf. V, Fig. 59). Übrigens ist dieser Muskel (160) bei ♂ *Thelyphonen* in zwei geteilt, deren äußerer (161) sich hinten an die vorderseitlichen Zipfel der dorsalen Höhlung des Uterus externus (dhvz) ansetzt. —

Zum Schluß möchte ich die Aufmerksamkeit noch auf ein Muskelpaar lenken, welches dorsal wie ventral zwischen dem 9. und 10. Hinterleibssegment gelegen ist, und das 9. Tergit resp. Sternit mit der arthrodialen Membran verbindet, die zwischen ihnen und dem 1. postabdominalen Ringe gefunden wird. Ursprünglich glaubte ich, in ihnen Muskeln vor mir zu haben, die den lateralen Dorsoventralmuskeln 120—136 gleichzusetzen seien. Von dieser Meinung bin ich aber abgekommen, da wir sie sonst auch wohl bei den *Tarantuliden* hätten erwarten dürfen, denen sie aber fehlen. Vielmehr zwingt uns ein Blick auf Taf. III, Fig. 13 die Vermutung auf, daß sie die Aequivalente echter Segmentalmuskeln, wie sie die Muskeln 101—108, bezüglich 138—142 repräsentieren, sein könnten. Und trifft dies zu, so würden sie die letzten Zeugen eines Segmentes sein, welches der *lipoctenen* Arachnidenreihe ganz fremd ist, wohl aber bei den *Scorpionen* bekannt ist und deren 3. Metasomalsegment homolog wäre. Hoffentlich klären uns embryologische Untersuchungen bald über diese äußerst wichtige Frage auf. Zahl und Anordnung der Segmentalmuskeln des Hinterleibes der *Scorpione* spricht sehr für diese Anschauung.

Tarantuliden (Taf. III, V, VI, Fig. 14, 63, 64, 66, 89—91). Entsprechend dem Fehlen eines „Postabdomens" ist bei den *Tarantuliden* die Muskulatur des Hinterleibes bedeutend einfacher ausgebildet.

Dorsal. Wir finden zunächst dieselben Segmentalmuskeln, wie wir sie bei den *Thelyphoniden* kennen lernten, nur sind sie schwächer entwickelt. Sie lassen hier ebenfalls in der Mitte einen Raum für das Herz frei. Ein Paar, welches die ersten Urotergite miteinander verbindet, konnte ich nie finden, doch dürfte es den *Tarantuliden* auch zukommen. Wohl aber beobachten wir dann weiter 10 Paare, die stets vom Hinterteile des Tergits an den Vorderrand des nächstfolgenden ziehen (105—114). Die 3 hintersten derselben dehnen sich über die ganze Breite der zugehörigen Tergite aus.

Wie bei den *Thelyphoniden* sehen wir weiter auch hier einen unpaaren, medianen Muskel (95) die winzige Vorplatte des 1. Tergits mit dem Vorderrand des 2. verbinden (Taf. III, Fig. 14). Sodann sind noch zwei stärkere Muskelbündel entwickelt, die in mehrere hintereinander gelegene Muskeln zerfallen (96—102), welche vorn relativ breit sind, nach hinten zu allmählich schmäler und schwächer werden. Sie erinnern uns an das dorsale Längsmuskelpaar von *Koenenia*. Mehrere Fasern der einzelnen Muskeln greifen stets mit in die des nächsten Segmentes über; eine Fortsetzung dieses Muskelbandes erkennen wir auch im 8. Segment, doch ist der betr. Muskel (103) kürzer als das 8. Tergit, und im 9. Segment sieht man meist auch einige Fasern, die in der Richtung jener Muskelbänder gelegen die Fasern des eigentlichen Segmentalmuskels an Länge überragen (104).

Ventral. Für die vorderen 4 Segmente trifft bezüglich der Ausbildung des Muskelsystems dasselbe zu, was schon bei den *Thelyphoniden* bemerkt worden ist. Die einfachen

Segmentalmuskeln sind im 2. und 3. Segment sehr rückgebildet und spezialisiert, während andere Muskeln vorherrschen.

Das vorderste Segmentalmuskelpaar ist ähnlich dem der *Thelyphoniden* (auch der *Schizonotiden* und *Koenenia*) geformt; es ist auf der Vorderfläche des Genitaloperculums und auf den schwach chitinisierten Überresten des 1. Urosternits befestigt (151).

Weiter hinten sehen wir — wie ähnlich bei den *Thelyphoniden* — von dem Apodem des 3. Dorsoventralmuskels (seitlich vom Uterus externus) einen kleinen Muskel zum gegenüberliegenden Teil des Genitaloperculums ziehen (150), wo seine Haftfläche äußerlich gleichfalls als eine flache Grube zu erkennen ist. Im folgenden Segment liegt ein winziger Muskel unter dem Apodem des 4. Dorsoventralmuskels, ebenfalls in Übereinstimmung mit den *Thelyphoniden* (153 a). Bei ♂ *Damon variegatus* (Perty) sah ich ferner einen nicht sehr breiten Segmentalmuskel vom Vorderrand des 4. nach dem 3. Urosternit ziehen (153b, Taf. VI, Fig. 91).

Im 4. Segment finden wir bereits einen normalen Segmentalmuskel, der etwa der Breite der Bauchplatte entspricht (117). Eine besondere Differenzierung desselben erkennt man in einem schmalen, bisweilen sehnigen Muskel, der vom Vorderrand des 5. Sternits an die hintere Wand des 2. Lungenapodemes tritt (149). Weitere 7 Segmentalmuskeln verbinden in bekannter Weise die letzten 8 Urosternite (118—124).

Außer diesen Muskeln kommen zwischen dem 1. und 5. Segment noch folgende Längsmuskeln vor:

Ein kräftiger Muskel (144), zwischen dem 1. Urosternit und der Basis des 3. Dorsoventralmuskels; er entspricht dem Muskel 156 der *Thelyphoniden*. Ihn fand ich bei einem ♂ *Damon variegatus* in 3 Faserbündel aufgelöst, von denen 2 in ihrer Insertion mit dem einheitlichen Muskel 144 der anderen *Tarantuliden* übereinstimmten, während der 3. (innere) hinten auf der zarten Haut der Rückendecke des Uterus externus endigte (Taf. VI, Fig. 89).

Die hintere Fortsetzung dieses Muskelpaares bilden 2 schwach divergierende Muskelpaare, deren eines (145) an beiden Enden von den 3. und 4. Dorsoventralmuskeln begrenzt wird, deren anderes (147) innenseitlich von der Basis der letzteren nach hinten bis an den Vorderrand des 4. Urosternits zieht, wo sich neue Muskelfasern, die an den Vorderrand des 5. Sternits gehen (148), anschließen. Ferner verbindet der Muskel 146 die Basis des 4. Dorsoventralmuskels direkt mit dem 5. Urosternit. Bei einem ♀ *Charon grayi* bildeten die meist gegen einander getrennten Muskeln 145 und 147, wie auch 146 und 148, jederseits 2 hintereinander gelegene ziemlich breite Bündel (Taf. V, Fig. 63).

Trithyreus. Die Längsmuskeln der *Schizopeltidia (Trithyreus)* scheinen viele Anklänge an die Verhältnisse, die bei den *Thelyphoniden* obwalten, aufzuweisen. Segmentalmuskeln sind dorsal und ventral in gewöhnlicher Form vorhanden, auch sind unter den Tergiten der ersten 3 Segmente zahlreiche Muskelbündel entwickelt, wie ähnlich bei den *Thelyphoniden;* leider genügte mein *Trithyreus*-Material nicht zur Ermittlung ihrer Zahl, Form und Insertion.

Soweit ich es auf einer Querschnittserie eines ♀ *Trithyreus cambridgei* studieren konnte, sind in den vorderen Segmenten auch ventral ähnliche Muskeln wie bei den *Thelyphonen* vorhanden, sowohl deren Muskel 166 (Textfig. 76, No. 151), wie auch die Muskeln, die vom 1. Urosternit über die Uteri hinweg an die Basis des 3. Dorsoventralmuskels und weiter nach hinten ziehen. Die Textfiguren 76, 77, 78 c jener Schnittserie zeigen einige derselben (144, 150, 151), deren Zahlen der Bequemlichkeit halber mit denen der *Tarantuliden* in Übereinstimmung gebracht sind.

2. Tergosternalmuskeln (Musculi dorsoventrales).

Die Muskeln, welche mitten durch den Körper vom Rücken zur Bauchseite ziehen, gehören sämtlich dem Opisthosoma an, wenn ihr vorderstes Paar auch seine ventrale Haftfläche auf das prosomale Entosternum verlagert hat. Eigentliche Dorsoventralmuskeln fehlen im Prosoma, wenn wir als solche nicht etwa die Muskelbündelpaare auffassen wollen, die in die Apophysen des Entosternums übergehen; diese werde ich in Absatz 3 beschreiben, von prosomalen Muskeln hier nur noch diejenigen aufführen, die zwischen dem Carapax und seinem vorderen Umschlag oder dem labralen Apodem ausgespannt sind. Sodann gehören in dies Kapitel noch gewisse zarte laterale Muskeln, die sowohl im Pro-, wie auch im Opisthosoma angetroffen werden.

a. Die medianen Tergosternalmuskeln.

Prosoma.

Thelyphoniden (Taf. II, Fig. 7). Zwischen dem Carapax und seinem vorderen „Umschlag" finden wir verschiedene Muskeln, deren Fasern dorsoventral gerichtet sind; sie sind, entsprechend dem geringen Raume, der zwischen dem Umschlag und der Rückendecke vorhanden ist, sehr kurz und zumeist in 3 Gruppen angeordnet (x, Textfig. 22).

Dicht hinter dem Hinterrande des „Umschlages" ist in der Mitte am Carapax ein Muskelpaar (1) inseriert, das ventral einen großen Teil der oberen Fläche des labralen Apodemes einnimmt. Zwischen diesen beiden Muskeln nehmen, wie wir später noch sehen werden, die beiden medianen Augennerven ihren Weg.

Trithyreus und ***Koenenia.*** Auf Querschnitten durch das Prosoma eines *Trithyreus* fand ich zwischen dem Carapax und dessen Umschlag die oben von den *Thelyphoniden* beschriebenen Muskeln (x); ferner ist bei dieser Form auch jenes Muskelpaar vorhanden, welches vom Carapax nach dem labralen Apodem zieht. Bei *Koenenia* habe ich den letztgenannten Muskel ebenso wenig gefunden, wie die mit x bezeichneten der *Thelyphoniden.*

Tarantuliden (Taf. II, Fig. 10. 11). Gemäß dem Fehlen eines für die geschwänzten Pedipalpen charakteristischen vorderen „Umschlages" fehlen hier auch die entsprechenden kleinen Muskeln. Dagegen ist der Carapax mit dem labralen Apodem durch 2 Muskelpaare verbunden, deren vorderes, an Gestalt fast zylindrisch (1 a), dicht neben den beiden Medianaugen am Carapax befestigt ist und an der Hinterseite der Chelicerenscheidewand abwärts steigt, um ventral nahe an der Basis des labralen Apodemes zu inserieren. Das hintere Paar (1 b) wird von 2 flachen, mit ihrer Breitseite der Längsachse des Tieres gleichgestellten Muskeln gebildet, deren Insertionsfläche genau in der Mittellinie des Carapax gelegen ist und hier mehr als die Hälfte derer Länge einnimmt; die Fasern sind unten auf der vertikal gestellten breiten Fläche des labralen Apodemes befestigt. Beide Muskeln dürften dem Muskel 1 der *Thelyphoniden* gleichwertig sein.

Opisthosoma.

Thelyphoniden (Taf. III, Fig. 13, Textfig. 19). 8 Paar echter Dorsoventralmuskeln (91 bis 98) finden wir im Hinterleib der *Thelyphoniden.* Ihre Lage ist aus der Figur 13 auf Tafel III und der Textfigur 19 genügend ersichtlich. Dorsal inserieren die hinteren 7 Paar etwa in der Mitte der entsprechenden Tergite, nur das vorderste am Vorderrand des ersten.

Ventral bieten die Insertionen der Dorsoventralmuskel kompliziertere Verhältnisse. Die hinteren 4 Paare (95—98) stehen auf den zugehörigen Sterniten gleichfalls etwa in der Mitte; für die vorderen 4 Paare (91—94) trifft dies aber nicht zu. Das 4. Paar (94) ist auf dem seitlichen Lappen des vorderen Apodemes des 4. Urosternits befestigt, von dem wir oben schon öfter gesprochen haben. Das 3. Paar (93) sitzt auf den oben beschriebenen hohlen

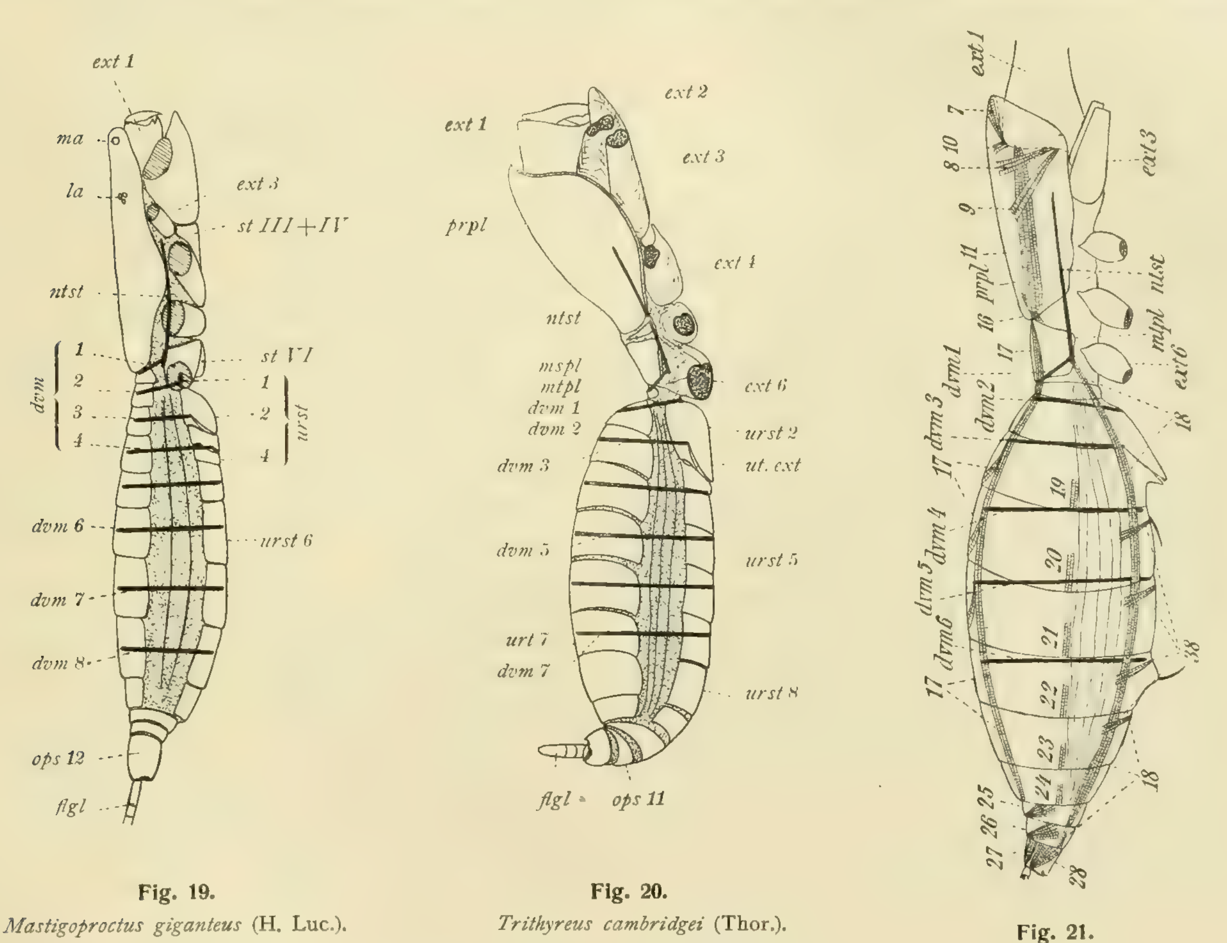


Fig. 19.
Mastigoproctus giganteus (H. Luc.).

Fig. 20.
Trithyreus cambridgei (Thor.).

Ganzes Tier nach Abtrennung der distalen Beinglieder der 2.—6. Extremität und des Schwanzendes (Fig. 19), von der Seite gesehen, schematisch, zur Demonstration der opisthosomalen Dorsoventralmuskeln (dvm 1—8 [bezw. 7]) und die Verschiebung der ventralen Insertionspunkte der beiden ersten nach vorn um 1 Segment; der erste sitzt folglich auf der Hinterfläche des prosomalen Entosternums (ntst).

Fig. 21.
Koenenia mirabilis (Gr.).
Dasselbe, doch sind außer den Dorsoventralmuskeln die wichtigsten Hinterleibsmuskeln und einige Muskeln des Prosoma gezeichnet.

Apodemen des Uterus externus innenseitlich des 1. Lungenpaares; das 2. Paar (92) auf den Seitenflächen des 1. Urosternits und das 1. Paar (91) auf der hinteren halbkreisförmigen Endplatte des prosomalen Entosternums (cf. Fig. 8 auf Taf. II und Textfig. 15. 16). Betrachten wir nun ein Bild, welches diese 8 Dorsoventralmuskelpaare in ihrer natürlichen Lage von der Seite gewähren (Textfig. 19), so fällt uns auf, daß — während die 4 hinteren Paare regelmäßig von den Rückenplatten zu den entsprechenden Bauchplatten ziehen — bei dem 2.—4. Paar eine derartige Verschiebung die ventrale Insertion betroffen hat, daß das 2. Paar

vom 2. Tergit zum 1. Sternit verläuft, und das 3. und 4. Paar ventral über dem 2. und 3. Sternit zu liegen scheinen. Letzteres trifft auch zu; wie wir aber sahen, gehören die Apodeme, auf denen sie mit ihrer unteren Haftfläche sitzen, morphologisch dem 3. und 4. Sternit an, und das Beachtenswerte ist, daß das 2. Sternit trotz seiner besonderen Größe dem ihm zukommenden Dorsoventralmuskelpaar nicht zur Insertion dient; und da diese auf das 1. Sternit verlagert worden ist, so mußte das 1. Paar notwendigerweise auf das prosomale Entosternum zu sitzen kommen.

Tarantuliden (Taf. III, Fig. 14). In Bezug auf die medianen Tergosternalmuskeln der ersten 8 Segmente des Hinterleibes herrscht eine vollkommene Übereinstimmung zwischen den *holopeltiden* Pedipalpen. Wir finden bei den *Tarantuliden* ebenfalls 8 Paar (86—93), deren Anordnung genau die gleiche ist wie bei den *Thelyphoniden*. Bemerkt mag jedoch werden, daß diese Muskeln bei den *Tarantuliden* zarter sind als bei jenen, und daß auch das 2. Paar dorsal am Vorderrande des 2. Urotergits befestigt ist.

Hinzu kommt bei ihnen aber ein weiteres dem Aftersegment angehörendes Paar, das das 12. Tergit mit dem 12. Sternit verbindet (94). Bei den anderen Pedipalpen fehlt dies Muskelpaar infolge der ringförmigen Chitinisierung des Aftersegmentes.

Trithyreus (Textfig. 20). Zum Unterschiede von den eben besprochenen Formen finden wir bei *Trithyreus cambridgei* nur noch 7 Paar medianer Dorsoventralmuskeln (dvm 1—7), trotzdem die Zahl der Hinterleibssegmente die gleiche ist wie bei jenen. Es fehlt das letzte Paar, welches dem 8. Segment angehört. An den vorderen 3 Paaren konstatieren wir die gleichen Eigentümlichkeiten, von denen bereits die Rede war.

Koenenia (Textfig. 21). Ein weiteres Dorsoventralmuskelpaar ist bei *Koenenia (mirabilis* und *wheeleri)* verschwunden, so daß wir deren nur noch 6 vorfinden, welche dem 1.—6. Segment des Opisthosoma eigen sind. Das 1. Paar haftet ventral gleichfalls dem Entosternum an (dvm 1; cf. auch Textfig. 17), das 2. Paar aber normal auf der Vorderfläche des 2. Sternits, sodaß das äußerst zarte 1. Urosternit frei von solchen Muskeln ist. Das 3. Paar ist ventral etwa an der Übergangsstelle vom 2. zum 3. Segment, nahe der seitlichen Öffnung des Uterus externus, inseriert. Die folgenden 3 Paare sitzen dorsal vor der Mitte der entsprechenden Tergite, ventral dagegen nahe den (Segment-) Grenzen vom 3. zum 4., vom 4. zum 5. und von diesem zum 6. Segment.

b. **Die lateralen Tergosternalmuskeln.**

Prosoma.

Thelyphoniden. Im hinteren Teile des Seitenrandes findet man verschiedene nicht sehr faserreiche Muskeln von der Verbindungshaut, welche zwischen den Coxen der hinteren Beinpaare und dem Carapax liegt, nach den darüber gelegenen Teilen des Rückenschildes hinziehen (x, Taf. II, Fig. 7). Wahrscheinlich haben wir es hier mit Resten von Muskeln zu tun, die den Lateralmuskeln des Hinterleibes gleichwertig sind; beim Abheben des Carapax durchschneidet man sie meist.

Tarantuliden. In ähnlicher Weise ist auch hier die Verbindungshaut, resp. die in Kapitel I erwähnte Schnürspange, die zwischen den prosomalen Extremitäten und dem Carapax liegt, mit diesem verbunden, doch sind die Fasern kleiner und nicht zu einzelnen Muskeln

gruppiert, vielmehr rings um den seitlichen und hinteren Teil des Carapax herumlaufend. In den Figuren 10—12 (Taf. II) sind sie nicht zur Darstellung gebracht.

Opisthosoma.

Thelyphoniden (Taf. III, V, VI, Fig. 13, 60, 78 u. Textfig. 61b). Im 2.—9. Segment verbinden schmale Muskeln Tergite und Sternite mit der zwischen beiden sich ausbreitenden Zwischenhaut (120—127, 129—136) und zwischen beiden Muskelreihen laufen zahlreiche Fasern, welche dieselben gegenseitig verbinden (119), sodaß es den Anschein gewährt, als hätte man es mit einem erst nachträglich gespaltenen Muskelbande auf jeder Seite des Hinterleibes zu tun. Dies dürfte auch tatsächlich der Fall sein, und es wird somit dies Muskelband zu einer Serie lateraler Dorsoventralmuskeln, die von Tergit zu Sternit laufen und erst nachträglich sich der Pleuralwand des Opisthosoma angelegt haben. In dieser beobachten wir entsprechend den erst genannten 3 Muskelreihen meist zwei sehr deutliche Längsfurchen (bei *Uropygen* und *Tarantuliden*). Auf der Ventralseite ist das vorderste Paar übrigens bisweilen ziemlich kräftig entwickelt (Taf. VI, Fig. 78, No. 129). Niemals sah ich Muskeln dieser Serie an die Wände der äußeren Luftkammern gehen, wie es bei *Trithyreus* und den *Tarantuliden* der Fall ist.

Tarantuliden (Taf. III, Fig. 14, Textfig. 104. 113). Wir finden bei ihnen dieselbe prinzipielle Anordnung dieser Muskelreihen, welche dorsal mit dem 1., ventral mit dem 2. Segment beginnen, und sich nach hinten zu, allmählich an Größe abnehmend, bis ins 11. Segment fortsetzen (125—134, 135—142, 143). Relativ breit werden diese Muskeln auch hier ventral in den vorderen Segmenten (Taf. V, Fig. 63, No. 135. 136) und einige Faserbündel derselben verlaufen an die Hinterwand der äußeren Luftkammer (135a, 136a), die zu erweitern sie jedenfalls bestimmt sind (siehe auch Abschnitt 6a).

Trithyreus und **Koenenia.** Querschnitte durch den Hinterleib von *Trithyreus* überzeugten mich, daß auch bei ihm die gleichen Muskeln ausgebildet sind (Textfig. 76, 77, 79, 80), während ich bei *Koenenia* keine Spur derselben habe entdecken können, was wohl mit dem Schwunde stärkerer Chitinplatten zusammenhängen dürfte.

3. Muskeln, verbunden mit dem prosomalen Entosternum

Von Muskeln dieser Gruppen haben wir zwei verschiedene Arten zu unterscheiden. Einmal solche, welche direkt in das Gewebe des Entosternums als Apophysenendmuskel übergehen, dann solche, denen das Entosternum nur zur Insertion dient.

a. Apophysenendmuskel.

Im Abschnitt VI B lernten wir die entosternalen Apophysen bereits kennen, und die entsprechenden Muskeln können hier deshalb kurz abgehandelt werden; hauptsächlich will ich mich darauf beschränken, ihre Lage im Prosoma bei den *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* genauer zu bestimmen.

Thelyphoniden (Taf. II, Fig. 7—9 und Textfig. 15, 16, 22). Die Lage, welche die Endmuskeln der dorsalen 6 Apophysenpaare des Entosternums einnehmen, geht wohl am besten aus Textfig. 22 hervor (cf. auch Taf. II, Fig. 7. 8). Das vorderste Paar (27, a) liegt auf

gleicher Breite mit dem Vorderrande der Hüfte der 4. Extremität, das 2. (28, b, zugleich das 1. seitliche) etwas vor der Coxa der 5. Extremität; nicht weit hinter seiner Haftfläche liegt auch diejenige des 2. seitlichen Paares (30,c) und zwischen beiden sind nahe der Mittellinie die beiden Zweige der medianen Apophyse (29 und 29 a [e]) jederseits am Carapax befestigt. Das letzte (3. seitliche) Paar (31, d) inseriert über der Mitte der Coxa der 6. Extremität. — Die verschiedenartige Richtung der einzelnen Apophysenpaare und ihrer Muskeln gibt Fig. 8 auf Taf. II naturgetreu wieder.

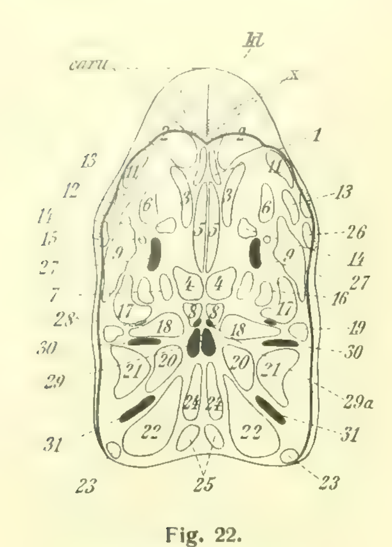


Fig. 22.

Thelyphonus caudatus (L.)

Carapax von innen (unten) gesehen mit eingezeichneten Insertionsstellen der an ihm ansitzenden Muskeln; caru ist der vordere „Umschlag" des Carapax, kl ein medianer Kiel desselben und x sind kleine vertikal gestellte Muskelbündel, die zwischen ihm und dem eigentlichen Carapax ausgespannt sind. Die Apophysenmuskeln des Entosternums sind schwarz angegeben.

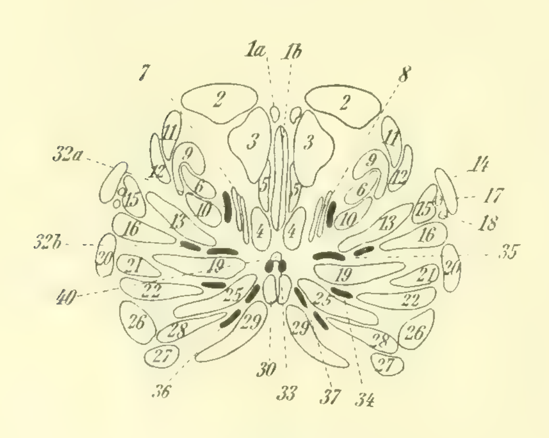


Fig. 23.

Tarantula palmata (Hbst.).

Dasselbe, jedoch ohne die Umrisse des Carapax.

Ventral sehen wir nur 4 Muskelpaare in ähnlichen Kontakt mit Apophysen des Entosternums treten. Sie liegen sämtlich in ziemlich gerader Richtung hintereinander. Das vorderste Paar ist stark (48,f), etwas vor dem vordersten dorsalen gelegen und am Hinterrande der Hüfte der 2. Extremität befestigt (cf. auch Fig. 45 auf Taf. IV). Das 2. weniger kräftige Paar (50, g), unterhalb und ein wenig vor dem 2. dorsalen (28) gelegen, ist oben auf dem vorderen Anhang des Coxalapodemes der 4. Extremität (a, Taf. I, Fig. 4) angeheftet. Zwei weitere Muskelpaare gehen in 2 Apophysenpaare des Entosternums über, die etwa unter der Wurzel des hintersten dorsalen Paares (31) entspringen. Das 1. derselben (54, h) sitzt ventral am vorderen Coxalapodem der 5. Extremität, von hier schräg nach innen, hinten und oben aufsteigend; das 2. derselben (57, i) geht von der inneren Spitze des Coxalapodemes des 6. Extremitätenpaares aus, nach vorn, oben und etwas nach außen aufsteigend. — Ein Vergleich der Entosternalmuskeln der *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* erhebt es zu großer Wahrscheinlichkeit, daß die letztbeschriebenen Paare und ihre Apophysen wirklich den anderen gleichwertig sind, nicht aber den „lateral crests" des *Tarantuliden*-Entosternums (cf. Schlußabschnitt 8).

Tarantuliden (Taf. II, Fig. 10—12, Textfig. 18. 23). Auch hier orientieren wir uns über die Lage der dorsalen Haftflächen der 7 dorsalen, entosternalen Apophysenmuskeln am besten mit Hilfe der Textfig. 23, die entsprechend der Textfig. 22 ausgeführt ist. Das vorderste und mediane Paar erkennen wir mit Leichtigkeit wieder. Das vorderste (32 a) liegt, wie bei den *Telyphoniden*, auf gleicher Breite mit dem Vorderrande der 4. Extremitätenbasis, sein seitlicher Anhang (32 b) aber weiter hinter und seitlich von ihm, etwa auf gleicher Breite mit der Hüfte der 5. Extremität. Neben

letzterem, der Körpermitte genähert, inseriert am Carapax der Endmuskel des 3. Apophysenpaares (35), dessen Basis etwa mit dem Hinterrand der 5. Hüfte gleichsteht, während der Endmuskel des 2. Apophysenpaares (34) weiter hinten, auf gleicher Breite etwa mit der Wurzel der 3. Apophyse dem Rückenschild ansitzt. Zwischen den letzten zwei genannten Haftflächen liegt nahe der Mittellinie des Körpers diejenige der Endmuskeln des medianen Apophysenpaares (33), welches hier im Gegensatz zu den *Uropygen* nicht zweigablig ausgebildet ist.[1] Die letzten 2 Apophysenpaare entspringen nahe beieinander an der Basis des 3. Paares, und ihre Endmuskeln sind so am Carapax inseriert, daß sie mit den Haftflächen des medianen Paares zwei hier konvergierende, schwach gebogene Linien bilden (cf. Textfig. 23); es folgt daraus, daß das äußere Paar (36) länger ist als das innere (37). — Vielleicht hängt die unregelmäßige Richtung der dorsalen Apophysen und ihrer Endmuskeln, die von Pocock (52) nicht erwähnt und vielleicht übersehen worden ist, mit der eigenartigen Ausbildung der Coxalapodeme der 4 hinteren Extremitätenpaare zusammen.

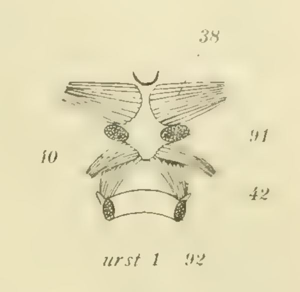


Fig. 24.
Thelyphonus klugi (Krpln.). Hinterfläche des Entosternums und die von ihr ausgehenden Muskeln von oben gesehen (cf. Taf. 2, Fig. 8).

Von ventralen Apophysen kommt bei den *Tarantuliden*, wie wir bereits in Abschnitt VI B gesehen haben, nur das vorderste (55) der *Uropygen* und *Palpigraden* vor. Sein schmaler Endmuskel inseriert auf einer kleinen, stark chitinisierten Platte (chn, Taf. IV, Fig. 48), welche in dem weichhäutigen Felde der Coxopodite des 2. Extremitätenpaares, dorsal oder ventral oder vor dem „Pseudotrachealfelde" liegt, was schon richtig von Pocock angegeben worden ist.

b. Die Muskeln, die nicht unter a fallen.

α. Die vom Entosternum an die Basalglieder der Extremitäten ziehenden Muskeln.

Thelyphoniden (Taf. II, Fig. 8. 9, Textfig. 25). An die Cheliceren zieht je 1 Muskel (32), welcher von den Vorderhörnern des Entosternums ausgeht und an der unteren, inneren Ecke der Chelicerenbasis ansitzt; er stellt einen ventralen Chelicerenretraktor dar.

An das 2. Extremitätenpaar ziehen je 3, ebenfalls sämtlich von den Vorderhörnern des Entosternums ausgehende Muskeln und zwar: an die hintere Spitze des vorderen Coxalapodemes ein kleiner, schräg nach innen gestellter Muskel (34); ein großer, über letzterem abgehender Muskel (10) seitlich an den Hinterrand der Coxa; endlich der bereits oben beschriebene ventrale Apophysenmuskel (48).

Das 3. Extremitätenpaar ist nur durch je 2 Muskeln mit dem Entosternum verbunden. Der eine, besonders starke, Muskel (33) entspringt seitlich am Vorderhorn des Entosternums und inseriert innen am hinteren, kleinen Coxalapodem; der andere (49) ist weniger breit, aber sehniger, entspringt ventral und ventrolateral am Vorderhorn des Entosternums,

[1] Wie wenig Wert theoretische Studien haben, bei denen man zum Beweise irgend welcher Homologien zwischen *Vertebraten* und *Cheliceraten* von entosternalen Apophysenmuskeln der letzteren nur 1 Paar (das mediane, vermutlich dem 3. Segment angehörige cf. pag. 56) berücksichtigt, wie es z. B. Gaskell (22) und andere getan haben, erübrigt wohl eines Kommentares.

wo seine Wurzel bis weit hinter die 2. ventrale Apophyse reicht; er zieht an die hintere Ecke des vorderen, kleinen Coxalapodemes (cf. Taf. II, Fig. 9, links).

Das 4. Extremitätenpaar steht mit dem Entosternum durch 4 Muskelpaare in Verbindung. Zu oberst von diesen liegt ein großer starker Muskel (37), welcher ventral von der letzten dorsalen, seitlich von der Wurzel der beiden hinteren ventralen Apophysen entspringt und seitlich am Hinterrande der Hüfte der 4. Extremität ansitzt (Taf. II, Fig. 8). Die anderen 3 Muskelpaare liegen ventral und gehen ventral vom Entosternum ab (Taf. II, Fig. 9); der vorderste (50) ist gleichzeitig der 2. ventrale Apophysenmuskel; auf ihn folgt ein zarter Muskel (51), der von den Längsbalken des Entosternums zwischen der 2. ventralen und der 3. dorsalen Apophyse abgeht, nach hinten und unten gerichtet und auf der vorderen Außenecke des hinteren Seitenflügels des anteromedianen Coxalapodemes der 4. Extremität (b, Taf. I, Fig. 4) angeheftet ist; der hinterste Muskel ist wieder etwas stärker (52), aber reichlich so kurz; er geht ventral von der Wurzel der 3. dorsalen Apophyse ab und inseriert an der Außenkante jenes Seitenflügels des letztgenannten Coxalapodemes.

An die 5. Extremität gehen ebenfalls 4 Muskelpaare (Taf. II, Fig. 8, 9). Ein großer oberer (38), der No. 37 der vorhergehenden Extremität entspricht; er geht von der seitlichen, bisweilen auch von der dorsalen Fläche des schmalen vorderen Teiles der entosternalen Endplatte schräg nach vorn und außen an den Hinterrand der Coxa der 5. Extremität, dem er ganz seitlich aufsitzt. Die übrigen 3 Muskeln liegen ventral. Der vorderste (54) inseriert am vorderen Coxalapodem der 5. Extremität, etwa in dessen Mitte und steigt schräg nach innen, hinten und oben auf, um dann in die 3. ventrale Apophyse überzugehen. Ihm gegenüber liegt ein etwas schwächerer Muskel (56), der außen an der Basis der beiden hinteren ventralen Apophysen entspringt, um am Hinterrande derselben Coxa (innen) zu inserieren. Der dritte (53) ist wahrscheinlich der eigentliche Endmuskel der dritten ventralen Apophyse; er geht innenseitlich von der Basis derselben auf die vorderseitliche Ecke des medianen Apodemes der 5. Extremität.

An die 6. Extremität ziehen jederseits 6 Muskeln (Taf. II, Fig. 8, 9). Dem oberen Muskelpaar der vorhergehenden Beinpaare entspricht auch hier ein solches (40), welches von dem Seitenrande der entosternalen Endplatte ausgeht und in analoger Weise seitlich am Hinterrande der letzten Hüfte befestigt ist. Nach dem vorderen Coxalapodem zieht ein kräftigerer Muskel (39), der dorsal zwischen den beiden oberen (hinteren) Entosterno-Coxalmuskeln der 5. und 6. Extremität (38 und 40) bereits zu sehen ist, während die Hauptmasse seiner Fasern ventral am Seitenrande der schmalen vorderen Partie der entosternalen Endplatte, unter Muskel 38, ansitzt; seine Haftfläche am vorderen Coxalapodem liegt etwas seitlich auf einem kleinen Höcker (in Fig. 4, Taf. I nicht gezeichnet). Ventral von der Wurzel der letzten dorsalen Apophyse gehen vom Entosternum zwei Muskelpaare an den Vorderrand der letzten Hüfte; die Muskeln des einen (55) sind schmal, zylindrisch, ein wenig von oben innen nach hinten, unten und außen gerichtet; die des anderen (57) sind kräftiger, konisch, ihre Fasern laufen spiegelbildlich entgegengesetzt; wir lernten sie bereits oben als Endmuskeln der hintersten ventralen Apophyse kennen. Von der Unterseite der Endplatte des Entosternums gehen endlich noch 2 Muskeln an die 6. Extremität; der eine (58) ist nach vorne gerichtet und inseriert auf dem inneren, vorspringenden Zipfel des Coxalapodemes, dicht hinter Muskel 57; der andere (59) verläuft seitlich nach hinten und sitzt dem Hinterrande desselben Apodemes auf.

Tarantuliden (Taf. II, Fig. 11. 12, Textfig. 18, 26). An den ventralen Hinterrand der Chelicere zieht in derselben Weise wie bei den *Thelyphonen* ein ziemlich starker Muskel (43) vom Vorderhorn des Entosternums aus (Taf. II, Fig. 11).

An die 2. Extremität gehen, ebenfalls wie bei jenen, jederseits 3 Muskeln; ein kleiner (42), der dem gleichfalls kleinen Muskel 34 der *Thelyphonen* entspricht, an die hintere Innenecke des vorderen Coxalapodemes. An den Hinterrand derselben Coxa zieht ein ziemlich schwacher Muskel (44), der dem ungleich stärkeren (No. 10) der *Thelyphoniden* gleichwertig ist. Zum Unterschied ist aber der Endmuskel der vorderen ventralen Apophyse des Entosternums (55), wie wir oben schon sahen, auf der vorderen Innenfläche der Hüfte inseriert, während derselbe bei den *Thelyphonen* (48) deren Hinterrande aufsitzt.

An die folgenden 4 Extremitätenpaare (3—6) ziehen von den Seiten des Entosternums (von Pocock's „lateral crest's“) je 2 Paar zarter Muskeln, deren vorderes an der Innenseite der Basis der blattartigen vorderen Coxalapodeme, deren hinteres am Hinterrande (resp. dessen Apodem) nahe der Innenecke derselben Hüften befestigt ist. Die vorderen Paare sind: No. 45 zur 3., 47 zur 4., 49 zur 5., und 51 zur 6. Extremität, die hinteren Paare No. 46 zur 3., 48 zur 4., 50 zur 5. und 52 zur 6. Extremität gehörend (Taf. II, Fig. 11, Textfig. 18).

Außerdem gehen aber von der Ventralfläche des Entosternums Muskelpaare an die drei letzten Beinpaare. Drei stärkere Paare ziehen schräg nach vorn und inserieren jedesmal unter den oben erwähnten vorderen seitlichen Muskelpaaren (47, 49, 51) am vorderen Coxalapodem der entsprechenden Extremität: zu Extremität IV gehört No. 56, zu V 58, zu VI 60. Zwei schwächere Paare (57 und 59) verlaufen parallel zu den beiden ersteren an den Hinterrand der 4. und 5. Extremität. Endlich finden wir noch zwei Muskelpaare (61, 62), die zwischen dem hinteren Innenrande der letzten Hüfte und der Ventralfläche des Entosternums, nahe dessen hinterem Rande, gelegen sind (Taf. II, Fig. 12).

β. Die vom Entosternum an das 1. Hinterleibssegment ziehenden Muskeln.

Thelyphoniden (Taf. II, Fig. 9, Textfig. 19. 24). Dorsal. Zwei verschiedenartige Muskelpaare verbinden das Entosternum mit dem 1. Urotergit. Das eine (91) ist das oben schon besprochene 1. Dorsoventralmuskelpaar des Opisthosoma. Das andere (41) geht von der Hinterfläche der Basis der letzten dorsalen Apophyse ab und verläuft, ziemlich parallel zur Körperlongitudinalen, an den Vorderrand des 1. Tergits.

Ventral. Hier finden wir nur 1 sehr kräftiges Muskelpaar (42), das von der Ventralfläche der entosternalen Endplatte etwas schräg seitlich nach hinten und unten an den seitlichen Vorderrand des 1. Urosternits zieht.

Tarantuliden (Taf. II, III, Fig. 11. 14). Dorsal. 3 Muskelpaare sind hier zu verzeichnen. Das erste (86) ist der 1. Dorsoventralmuskel des Hinterleibes. Zwei weitere Paare (31 und 54) ziehen vom seitlichen Vorderrande des 1. Urotergits an das Entosternum, und zwar so, daß die beiden Muskeln sich jederseits kreuzweise überlagern (Taf. II, Fig. 11).

Lateral. Ein aus wenigen Fasern bestehender Muskel (53) verbindet den Seitenrand des Entosternums (hinten) mit der arthrodialen Membran, welche von der letzten prosomalen Hüfte an den Hinterleib zieht.

Ventral. Ein der No. 42 der *Thelyphoniden* entsprechendes Muskelpaar (84) geht vom

Hinterrande des Entosternums an die Reste des 1. Urosternits (Taf. III, Fig. 14), wo seine Fasern zum Teil in die weiter oben beschriebenen Fasern des Längsmuskelpaares 144 übergehen.

c. Die vom Entosternum an den Vorderdarm ziehenden Muskeln
siehe unter 5.

4. Die mit den Grundgliedern der Extremitäten verbundenen Muskeln mit Ausschluß der unter 3 b *α* genannten und der normalen Coxotrochanteralmuskeln.

a. Die Muskeln, welche vom Carapax an die Basalglieder der prosomalen Extremitäten ziehen.

Thelyphoniden. (Textfig. 22.) Cheliceren (Textfig. 25, Taf. II, Fig. 7. 8). 7 Muskeln gehen vom Carapax an die Wurzel der Chelicere. Zunächst fallen uns 2 große Muskeln mit strahlig angeordneten Fasern auf, welche einen großen Teil der vorderen dorsalen Fläche des Prosoma einnehmen. Der eine von ihnen (3) ist ein Rotator und sitzt dorsal außenseitlich der Chelicere an (Textfig. 25); der andere, der Protractor chelicerae (2), bewegt die Chelicere nach vorn und zugleich meist etwas nach unten. Ein zweiter Rotator (6), der die Chelicere in derselben Richtung dreht wie der erstgenannte Rot. chel. superior (3), inseriert hinter und etwas unterhalb desselben an der Chelicere; außenseitlich von dieser gehen seine Fasern ziemlich senkrecht an den Carapax. Retractoren sind außer dem vom Vorderhorn des Entosternums abgehenden (32) 4 entwickelt, 1 dorsaler (4), 2 laterale (5, innen; 8, außen) und 1 ventraler (7); sie sind sämtlich vor den medianen (29) und innerhalb der vordersten (27) Apophysenmuskel des Entosternums am Carapax befestigt.

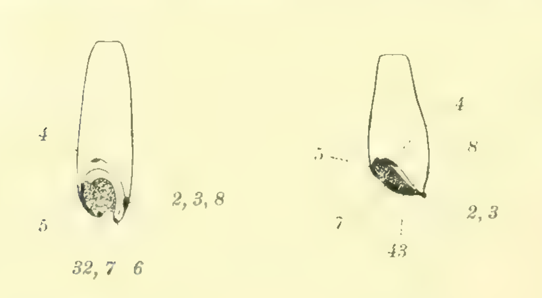


Fig. 25. *Thelyphonus caudatus* (L.). **Fig. 26.** *Tarantula palmata* (Hbst.).
Rechtes Chelicerengrundglied mit Angabe der Ansatzpunkte seiner Muskeln, von oben gesehen, schematisch.
Vergl. Fig. 7 und 8 auf Taf. 2. Vergl. Fig. 10 und 11 auf Taf. 2.

2. Extremität (Taf. II, Fig. 7). Sie ist mit dem Carapax nur durch 2 Muskeln verbunden, deren einer (9) sehr kräftig ist und von hinten nach vorn an den seitlichen Rand der dorsalen Wand der Hüfte zieht, deren anderer (11) fast dorsoventral gerichtet ist und am oberen Rande der ventrolateralen Wand derselben Hüfte inseriert. (Möglicherweise gehört zu dieser Extremität auch der oben erwähnte Muskel 6, da nämlich ein ganz entsprechender Muskel bei den *Tarantuliden* an dem vorderen Coxalapodem derselben und nicht an der Chelicere befestigt ist; bei meinen *Thelyphonen* fand ich ihn allerdings stets in der angegebenen Weise der Chelicerenbasis ansitzend.)

3. Extremität (Taf. II, Fig. 7, 8). 4 kleine, teils konische, teils zylindrische Muskeln sind hier zu verzeichnen. 2 kürzere sind von oben außen nach unten innen gerichtet und inserieren am Vorder- (12) und Hinterrande (13) auf den entsprechenden flachen Apodemen. Die beiden anderen (14, 15) verlaufen von hinten oben und innen schräg nach vorn unten und außen, 14 sitzt außen von 12, 15 dagegen innerhalb von 13 am Grunde der Coxa.

4. Extremität. Hier habe ich nur 3 Muskeln zu nennen. Der eine, vordere, ist zart, aber in seinem unteren Teile sehnig (26); er zieht vom vorderen Anhang des anteromedianen Coxalapodemes dieser Extremität an den Außenrand des Carapax. Am äußeren Rande desselben Apodemes sitzt ein stärkerer, vorn sich sehr verjüngender Muskel (16), der von hinten oben schräg nach vorn unten zieht und hinter dem Muskel 27 am Carapax befestigt ist. Seitlich von ihm sitzt dem Rückenschilde mit einer unregelmäßig halbmondförmigen Haftfläche der stärkste Coxalmuskel der 4. Extremität (17) an, der außenseitlich am hinteren Rande der Hüftbasis inseriert.

5. Extremität. Wiederum sind es 3 Muskeln, welche vom Carapax an deren Hüfte ziehen. 2 heften sich an ihrem vorderen Rande, außenseitlich an, der kleinere (19) von außen schräg nach innen, der andere größere (18) von innen nach außen verlaufend. Der dritte, ebenfalls kräftige Muskel (20) geht gleichfalls in der Richtung von innen nach außen an den Hinterrand der Coxa.

6. Extremität. Die 3 entsprechenden Muskeln haben eine etwas andere Lage als am 5. Beinpaar. 2 heften sich wiederum am Vorderrande der Hüftbasis außenseitlich an, der kleinere (23) von hinten schräg nach vorn verlaufende innen neben dem großen (21), der von vorn nach hinten zieht. Der dritte, gleichfalls starke Muskel (22) entspricht ziemlich dem Muskel 20 der vorletzten Hüften.

Tarantuliden. (Textfig. 23.) Cheliceren (Taf. II, Fig. 10. 11, Textfig. 26). An den Hinterrand derselben gehen nur 6 Muskeln, von denen wir 2 sogleich mit den entsprechenden der *Thelyphonen* identifizieren können (2, 3). Der dem Rotator chelicerae inferior (6) der *Thelyphonen* gleichwertige Muskel (6) fehlt zwar nicht, sitzt aber auf dem vorderen Coxalapodem der 2. Extremität. 4 Retraktoren finden sich auch in entsprechender Weise, 2 innen und oben (4, 5) und 2 am Unterrande inserierend (7, 8).

2. Extremität. Sie ist mit dem Carapax durch 4 Muskeln verbunden. Zwei von diesen entsprechen in auffallender Weise solchen der *Thelyphonen* und sind deshalb auch gleich numeriert worden (10, 11); den dritten Muskel (6) habe ich bereits erwähnt, er sitzt auf der Innenecke des vorderen Coxalapodemes. Neben ihm und ihn teilweise umgreifend befindet sich der 4. der genannten Muskeln (9), der mit seiner unteren Fläche einen großen Teil desselben Coxalapodemes einnimmt; einen entsprechenden Muskel habe ich bei den *Thelyphoniden* nicht beobachtet.

3. Extremität. An ihre beiden blattförmigen Coxalapodeme ziehen anscheinend nur 2 Muskeln, ein kleinerer vorderer (12) mit ziemlich parallel ventral nach innen gerichteten Fasern an das vordere, ein größerer schlanker (13) mit nach außen und vorn gerichteten Fasern an das hintere Apodem.

Die folgenden 3 Extremitätenpaare IV—VI sind mit dem Carapax durch je vier Muskelpaare verbunden, die bei jedem Paar in fast genau derselben Lagerung und Reihenfolge wiederkehren (Taf. II, Fig. 10). Je ein Muskel (14, 20, 26) zieht von vorn nach hinten und zwar stets an die Außenecke des Hinterrandes der entsprechenden Hüfte; wieder je ein Muskel (15, 21, 27) von außen nach innen an die Innenecke des vorderen großen Coxalapodemes; weiter in genau entgegengesetzter Richtung von innen nach außen, breit am Hinterrande der entsprechenden Hüften ansitzend die Muskeln 19, 25, 29; und endlich die 3 Muskeln 16, 22, 28, deren Fasern ziemlich dorsoventral gerichtet sind und auf der Ober-(Vorder)fläche

der blattartigen vorderen Coxalapodeme anhaften. Eigentümlich ist nur, daß bei der 4. und 5. Extremität die drei inneren Muskeln, die a, b und c genannt seien, in dieser Reihenfolge von vorn nach hinten angetroffen werden, bei der 6. Extremität dann aber in der Folge b a c.

Außer diesen fand ich 4 zarte Muskeln, die nur aus wenigen Fasern bestehen und den aus Fig. 10, Taf. II ersichtlichen Verlauf hatten (17, 18, 23, 24). Ihre Insertionen habe ich nicht ermitteln können und auch ihre Bedeutung ist mir unklar geblieben.

Koenenia (Textfig. 21, 27, 28). Des Vergleiches halber seien hier noch die entsprechenden Chelicerenmuskeln aufgezählt. Es sind ihrer 5 zu verzeichnen. Ein sehr langer dorsaler Retractor (11), den schon Grassi erwähnt hat und der fast bis an den Hinterrand

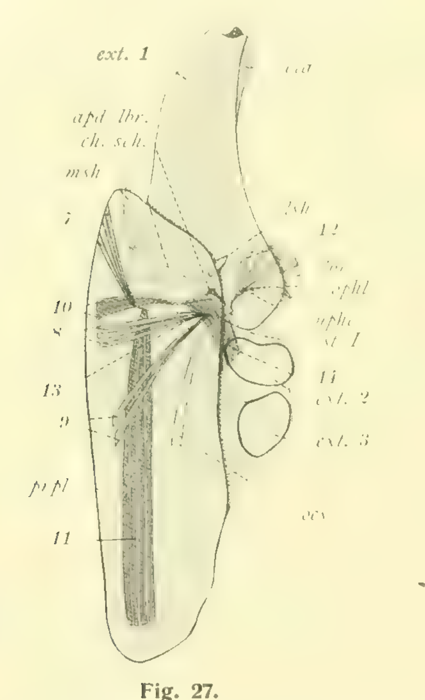


Fig. 27.

Koenenia mirabilis (Gr.).

Propeltidium, das Grundglied der rechten Chelicere, der Vorderdarm nebst seinen Muskeln und denen der Chelicere; von der 2. und 3. Extremität sind nur die Ansatzstellen gezeichnet. Seitenansicht. Rostrum und Vorderdarm sind durchscheinend gedacht; der „Umschlag" des Carapax geht nur ein wenig weiter nach hinten als das mediane Doppelsinneshaar (msh), unter ihm liegt auch die Basis des seitlichen Sinneshaares (lsh) versteckt.

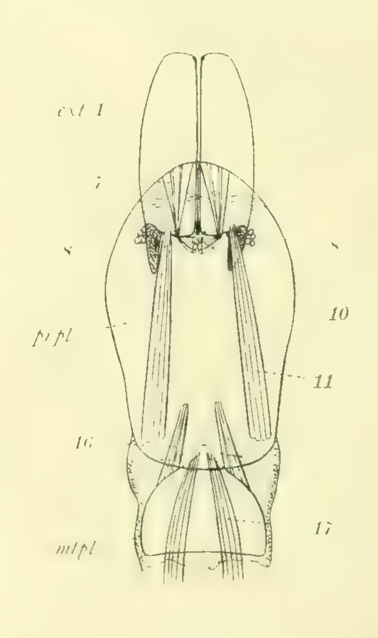


Fig. 28.

Kœnenia mirabilis (Gr.).

Prosoma und die Chelicerengrundglieder von oben gesehen, schematisch, zur Veranschaulichung der Chelicerenmuskeln (mit Ausnahme des in Textfigur 17 gezeichneten Entosternum-Muskels 31) und der oberen Längsmuskeln des Prosoma (16, 17).

des Propeltidiums reicht; sodann ein dorsaler Protractor (7); ferner ein äußerer (8) und ein innerer (10) Rotator und endlich ein dicht unterhalb des äußeren Rotators (8) inserierender unterer Retractor (9), deren Verlauf die angegebenen Figuren zur Genüge erkennen lassen. Sie sind zum Teil mit den Chelicerenmuskeln der anderen Pedipalpen zu identifizieren.

b. Verschiedene Teile derselben Coxa miteinander verbindende Muskeln.

Tarantuliden (Taf. II, Fig. 11, 12). Muskeln, welche das vordere Coxalapodem mit dem Hinterrande derselben Hüfte verbinden, finden wir an der 2. und 4.—6. Extremität, und zwar

dem Innenrande der Hüftbasen genähert (63—66). Das vorderste Paar (63) verläuft infolge der abweichenden Lagerung der 2. Extremität ziemlich senkrecht, die anderen Paare (64—66) sitzen mit ihrem Vorderende an der bekannten Hüftleiste, die in Fig 6, Taf. II näher gekennzeichnet worden ist (cl). Die Bedeutung dieser Muskeln ist mir nicht recht klar geworden, offenbar bewirken sie eine gegenseitige Annäherung der Hüftinnenränder.

Thelyphoniden. Nur einen Muskel habe ich hier zu verzeichnen, der den seitlichen Vorderrand der Hüftbasis des letzten Beinpaares (67) mit dem in einem früheren Kapitel beschriebenen, beweglichen Teilplättchen der dorsalen Hüftwand (dpl. co., Taf. I, Fig. 4) verbindet (Taf. II, Fig. 9).

c. Coxotrochanteralmuskeln.

Die normalen Coxotrochanteralmuskeln sind bereits im Kapitel der Beingliederung (II) behandelt worden, ich kann sie hier deshalb übergehen und nur noch einige kleine Muskeln erwähnen, die ich bei den *Thelyphoniden* gefunden habe. Sie gehören den 3 letzten Beinpaaren an und ziehen vom Vorderrande der Hüftbasis (außenseitlich) an den Oberbasalrand des Trochanters (62—64); sie verstärken die Levatores trochanteris, und — wenn sie auch zunächst an die letztbeschriebenen Muskelpaare der *Tarantuliden*hüften erinnern — so haben sie doch mit diesen nichts zu tun.

5. Die am Vorder- und Enddarm inserierenden Muskeln.

Die Muskeln des Vorderdarmes gruppieren sich bei allen Pedipalpen an der prae- und postcerebralen Schlundpumpe als Dilatatoren und Kompressoren. Die des Rectums fand ich nur bei *Thelyphoniden* und *Tarantuliden*, bei denen sie dazu bestimmt sind, den ausstülpbaren Endteil desselben wieder einzuziehen. Eine genauere Beschreibung der Muskeln übergehe ich hier, da eine solche in Kapitel VIII 1 und 3 gegeben worden ist.

6. Die Muskeln der Lungen und der Ventralsäckchen und die opisthosomalen Blutkreislaufmuskeln.

a. Die Lungenmuskeln.

Thelyphoniden. Wie in Kapitel X ausgeführt worden ist, kommen den *Thelyphoniden* (unzweifelhaft beobachtet bei *Mastigoproctus*) Muskeln zu, die sich an das Vorderende der Lungenblätter ansetzen und diese zu dehnen imstande sind, wodurch einerseits ein Blutstrom in den zwischen den Lungenblättern befindlichen Räumen, andererseits ein Luftstrom in den von denselben Lungenblättern umschlossenen „inneren Luftkammern" erzeugt wird. Das Muskelfaserbündel des 1. Lungenpaares (170) ist mit seinem vorderen Ende auf der Vorderfläche des Genitaloperculums, dasjenige des 2. Paares (171) auf der Hinterwand der „äußeren Luftkammer" des 1. Paares befestigt (Taf. V, Fig. 58, 60).

Abkömmlinge der lateralen Dorsoventralmuskeln, die sich bei den *Tarantuliden* (und *Trithyreus*) an die Wandung der äußeren Luftkammer setzen, habe ich bei den *Thelyphoniden* nicht beobachtet.

Tarantuliden. Bei ihnen gelang es mir nur die letzterwähnten Muskeln aufzufinden, nicht dagegen solche, wie sie den *Thelyphoniden* eigentümlich sind. Es sind ihrer auch 2 Paar

(135a und 136a), die von der Körperseitenwand an die Hinterwand der äußeren Luftkammern ziehen (Taf. V, VI, Fig. 63, 89). Ein drittes zartes Faserbündelpaar verläuft vom Vorderrande des 5. Urosternits an die Hinterwand der äußeren Luftkammer des 2. Lungenpaares (149), dessen Innenseite genähert; dies dürfte aus dem normalen Segmentalmuskel 117 differenziert worden sein.

b. Die Muskeln der Ventralsäckchen.

Koenenia. *Koenenia mirabilis* Gr. besitzt im 4.—7. Hinterleibssegment je 1 Paar zarter Muskeln, die quer zur Längsachse des Körpers gestellt sich in der Bauchmittellinie beinahe berühren (cf. Textfig. 21, 98, No. 38). Diese Muskeln sind die Retraktoren der ausstülpbaren Ventralsäckchen, die im 4.—6. Segment bei *K. wheeleri* Rucker und *K. siamensis* H. I. H. gefunden werden, bei *K. mirabilis* und anderen *Koenenia*-Arten rückgebildet worden sind. Jedoch gibt A. Rucker (57) an, daß die Dorsoventralmuskeln die Retraktion der Säckchen besorgten, eine Ansicht, die bereits 1902 Hansen zurückgewiesen hat. Die von mir bei *K. mirabilis* gefundenen Muskeln dürften vielmehr auch bei *K. wheeleri* vorhanden sein und dort ihren Namen mit mehr Recht tragen.

Tarantuliden. Die von mir bereits 1902 auf der Zoologen-Versammlung in Gießen demonstrierten Ventralsäckchen der *Phrynichinen* und *Charontinen* (Taf. IV, Fig. 31, 32, 34) besitzen sehr ähnliche Retraktormuskeln, die quer zur Körperlängsachse nach der Körperseite ziehen (Taf. VI, Fig. 91, Nr. 154). Des Näheren vergl. Kapitel XII.

c. Opisthosomale, tergosternale Blutkreislaufmuskeln.

Wie nach Benham und Beck (40) bei *Limulus* und *Scorpio* und nach mehreren neueren Autoren bei den *Araneen*, sind auch bei den *Pedipalpen (Thelyphoniden* und *Tarantuliden)* die von Ray Lankester und seinen Schülern als „Pericardio-Ventralmuskeln" bezeichneten Muskelbänder ausgebildet, und zwar liegen sie bei ihnen, wie bei den *Scorpionen* etc. vor den entsprechenden Dorsoventralmuskeln. Sie verbinden das Pericard mit einem ventralen, längs zu beiden Seiten der letztgenannten Muskeln verlaufenden Gefäß und gewähren zunächst den Anschein, als seien sie selbst Blutgefäße. Dies ist jedoch nicht der Fall, da sie einmal massiv sind, sodann aber der äußerst zarten Wandung der entsprechenden Gefäße nur anliegen. Ich zählte ihrer bei den *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* 6 Paar im 2.[1]—8. Hinterleibssegment (bezüglich vor dem 3.—8. Dorsoventralmuskelpaar). Diese Zahl steht in Übereinstimmung mit der von Miß Beck bei *Scorpio* nachgewiesenen. — Bei *Koenenia* und *Trithyreus* habe ich vergeblich nach den pericardio-ventralen Muskeln gesucht.

7. Die Muskeln der Geschlechtsausführungsgänge und deren Anhangsorgane.

Die Mehrzahl der am Uterus externus, bezüglich seinen Seitenapodemen befestigten Muskeln sind Segmentalmuskeln und wurden bereits in Abschnitt 1b behandelt. Hier erübrigt es noch, einige andere Muskeln anzuführen, die nicht zu jener Serie gehören, wenn-

[1] Vielleicht könnte man auf Grund der Lage der beiden vorderen Paare dieser Muskeln, die doch wohl, wie die entsprechenden medianen Dorsoventralmuskeln, dem 3. und 4. Segment angehören dürften, infolge ihrer Verbindung mit den beiden Lungenpaaren Schlüsse auf deren Segmentzugehörigkeit ziehen.

gleich auch sie ohne erhebliche Schwierigkeit sich aus normalen Segmentalmuskeln ableiten lassen (cf. auch Kapitel XIII).

Thelyphoniden. Von den Vorderecken des Genitaloperculums aus ziehen beim ♂ an die Vorderzipfel der dorsalen Höhlung des Uterus externus (dhvz), beim ♀ an die Vorderseite der Basis der Receptacula seminis (rc. sem) 2 zarte schlanke Muskeln (162), die schräg zur Längsachse des Körpers verlaufen (Taf. V, VI, ♂ Fig. 76, 77, 81; ♀ Fig. 58–60). Bei den Männchen beobachten wir außerdem noch 3 Muskeln, die von der Unterseite des Apodemes des 3. Dorsoventralmuskels (ap. 93), resp. der seitlichen Chitinspangen des Uterus externus (chsp. ut.) auf der Vorderseite (163) und auf der Hinterseite (164) der großen seitlichen Samenblasen (sbl.) nach den gegenüberliegenden Teilen des Genitaloperculums ziehen. Nr. 163 hatten wir bereits früher als Rest eines Segmentalmuskels kennen gelernt. Dicht neben ihm verläuft, jedoch von der Unterseite der erst genannten Vorderzipfel des Uterus externus aus, jederseits 1 Muskel (165), der dicht neben der Öffnung der medianen Samenblase (sbl. md.) an der chitinisierten Wandung des Uterus externus befestigt ist (Taf. VI, Fig. 78).

Tarantuliden. Bei weiblichen Tieren finden wir den Muskel 162 der *Thelyphoniden* in etwas anderer Gestaltung und Lagerungsrichtung (152) wieder (Taf. V, Fig. 63, 64). Sodann sind hier die Muskeln zu erwähnen, welche der Bewegung der Gonopoden dienen (156, 157, Taf. V, Fig. 66).

Bei männlichen Tieren konnte ich den Muskel 152 der Weibchen nicht auffinden. Die übrige hierher gehörige Muskulatur des sogenannten Penis, die den Muskeln 163—165 der männlichen *Thelyphoniden* gleichgesetzt werden dürfte, vermag ich leider nicht näher darzustellen, da ich nicht imstande war, mit dem mir zur Verfügung stehenden Material dieselbe hinreichend zu untersuchen und klarzulegen.

8. Kurze Zusammenfassung der Hauptresultate.

Es würde zu weit führen, wollte ich hier die im speziellen Teil dieses Kapitels gegebene Beschreibung des Muskelsystemes nochmals kurz zusammenfassen und in mehr oder weniger schematischer Weise vergleichend mit dem Muskelsystem anderer Arachniden besprechen. In erster Linie mag sie weiteren Forschungen dieser Art als Grundlage dienen. Immerhin seien als wesentlichste Ergebnisse nochmals hervorgehoben: Die Auffindung nicht unwahrscheinlicher Reste eines 13. opisthosomalen Muskel-Segmentes bei den ***Thelyphoniden*** (Taf. III, Fig. 13, No. 128, 137) und somit den gleichwertigen Nachweis der Reduktionszone dieses den *Scorpionen* und *Merostomen* noch in regelrechter Form zukommenden Segmentes für die ***lipoctenen*** Arachniden, ferner den Nachweis einer Verlagerung der ventralen Haftflächen des ersten oder der ersten beiden Dorsoventralmuskeln des Hinterleibes, die übrigens auch bei den *Araneen* und *Scorpionen* (bei diesen weniger deutlich) und vielleicht noch anderen Arachniden statthat; endlich erlaubt uns die Auffindung des Entosternums von *Trithyreus cambridgei* (Thor.), sowie die genaue Kenntnis der bei den Pedipalpen mit dem Entosternum verbundenen Muskeln einige theoretische Betrachtungen und Berichtigungen früherer Anschauungen über dies Cheliceratenorgan.

Als rein tatsächlicher Fund ist zu bemerken, daß der Satz von Schimkewitsch (59): „Ebenso fällt ins Auge das von R. Lankester bemerkte Verhältnis des Endosternits zu den

Körpersegmenten: bei *Limulus*, da, wo Muskeln vom Endosternit auch zu den Cheliceren gehen, wird er wahrscheinlich auch von Sehnen des Chelicerensegments gebildet; bei *Scorpionen* nimmt dieses Segment schon keinen Anteil an der Bildung des Endosternits, dafür aber gehört eine Abdominalsehne zum Endosternit. Die Cheliceren der anderen Arachniden bekommen auch schon keine Muskeln vom Endosternit, im Gegensatz zu den Maxillen aller anderen Formen, außer den *Milben*," nicht mehr zu Recht besteht. Denn genau wie bei *Limulus* zieht bei allen *Pedipalpen* ein Muskelpaar von den Vorderhörnern des Entosternums an den Grund der Cheliceren, und es dünkt mir sehr wahrscheinlich, daß dieser selbe Muskel auch bei den übrigen Arachniden noch wird gefunden werden können. Wir sind folglich nicht zu der Annahme berechtigt, daß das Chelicerensegment bei den Arachniden keinen Anteil mehr an der Bildung des Entosternums genommen hat, obgleich nicht verkannt werden darf, daß gerade an die Cheliceren nur je 1, an die übrigen Extremitäten aber mehrere Muskeln gehen. — Die Verteilung der Entosterno-Coxalmuskeln möchte ich nicht näher erörtern, aber auf die entosternalen Apophysen, resp. deren Endmuskeln noch mit einigen Worten eingehen.

Pocock (52) nimmt als größte, ursprüngliche Zahl der entosternalen Apophysenpaare 5 an und als Demonstrationsobjekt für diese 5 Paare, die dem 2.—6. prosomalen Segment angehören sollen, dient ihm das Entosternum der *Thelyphoniden*. Wie aber in Abschnitt B und C 2 nachgewiesen worden ist, ist Pococks hinterstes (5.) Apophysenpaar kein solches, sondern nur ein einfacher Höcker, auf dem der vorderste Dorsoventralmuskel des Hinterleibes inseriert, sodaß wir folglich denselben nicht als ein Gebilde des letzten prosomalen Segmentes ansehen können. Es bleiben somit bei den *Thelyphoniden* nur 4 Paar dorsaler Apophysen übrig, zu denen wir auch entsprechende ventrale nachweisen können, falls Pococks „lateral crest's" des *Thelyphonen*-Entosternums wirklichen Apophysen gleichwertig sind, wofür ein Vergleich der fraglichen Muskulatur der *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* spricht. Wären nun nach Pocock seine 5 dorsalen Apophysenpaare (der *Thelyphonen*) zum 2.—6. Segment gehörig, so müßten wir das vorletzte Paar dem Segment der 5. Extremität u. s. w. zuschreiben. Wir haben aber oben gesehen, daß die Tatsachen sich nicht so verhalten. Vielmehr gehört das 1. Paar dem 2., das 2. dem 4., das 3. dem 5. und das 4. dem 6. Segment an, da zumal die den beiden ersten dorsalen genau entsprechenden ventralen Apophysenpaare an der Coxa der 2. und 4. und nicht der 3. Extremität befestigt sind. Das 3. Segment entbehrt anscheinend der entosternalen Apophysen. Aber das Vorhandensein eines 5. dorsalen, von Pocock „additional" benannten Apophysenpaares, dessen Wurzeln vor denen des 2. Paares gelegen sind, drängt uns füglich die Annahme auf, daß dieses eben dem 3. Segment zukommt. Ein ventrales Äquivalent desselben finden wir aber nirgends bei den Arachniden, was schon Pocock dargelegt hat; und da er bei den *Thelyphoniden* zu einer anderen Auffassung der Segmentzugehörigkeit der Apophysenpaare gelangt ist, mußte er sie schon als „supernumerary" hinstellen. (Immerhin möchte ich es noch dahingestellt sein lassen, ob nicht vielleicht der Muskel 48 der *Thelyphoniden* den 2. ventralen Apophysenmuskel repräsentiert.)

Auf diese Weise kommen wir zwar wieder zu der Annahme von 5 ursprünglichen entosternalen Apophysenpaaren bei den Arachniden, welche offenbar die Dorsoventralmuskelpaare der 5 hinteren prosomalen Segmente darstellen; diese entsprechen aber mit Ausnahme des 1. Paares nicht denen Pococks, sondern sind um je 1 Segment nach hinten verschoben worden.

Vergleichen wir nun die entosternalen Apophysen der *Tarantuliden*, so konstatieren wir

bei ihnen das Fehlen aller ventralen Apophysen mit Ausnahme des zur 2. Extremität gehörenden Paares, während sowohl die 2., wie die 3.—6. Extremität durch ventrale Muskeln mit dem Entosternum verbunden sind.

In welcher Weise aber weiter die Apophysen der *Araneen*-Entosterna mit denen der *Pedipalpen* zu homologisieren sind, bedarf noch erneuter Prüfungen; wahrscheinlich finden wir bei ihnen das gleiche Gesetz ihrer Verteilung. Jedenfalls zeigen die Figuren Pococks bei keiner Form mehr als 4 dorsolaterale Apophysenpaare außer dem medianen Paar, das meist vor dem 2. dorsolateralen, bisweilen aber auch erst hinter diesem abgeht, bei vielen *Araneen* sogar fehlt (übrigens auch bei *Koenenia* etc.); und so dürfen wir wohl annehmen, daß das alte Dorsoventralmuskelpaar des Chelicerensegmentes bereits rückgebildet war, ehe das Entosternum differenziert wurde. — Diese Betrachtungen lehren uns deutlich, wie leicht man zu unrichtigen Schlüssen gelangt, wenn man einen Teil eines Organsystemes ohne Rücksichtnahme auf seinen übrigen Teil für sich studiert. — —

Auf der anderen Seite scheint mir aber Pococks Theorie der Entstehungsweise des Entosternums der Arachniden durch die Entdeckung dieses Gebildes bei *Trithyreus cambridgei* eine neue wertvolle Stütze erhalten zu haben. In seiner Abhandlung bespricht Pocock ziemlich eingehend die älteren Anschauungen von Ray Lankester (1881 und 1885), Bernard (1894) und Schimkewitsch (1895), und die relativ größte Wahrscheinlichkeit räumt er noch der älteren der beiden Ray Lankester'schen ein. Dieser nahm bekanntlich an, daß das Entosternum „may be regarded as an enlargement and interlacing of the respective tendons of the muscles which are attached to it.“ Pocock sagt nun weiter: „There is reason to believe that the prosoma was originally supplied with five pairs of tergo-sternal (dorso-ventral) muscles serially repeating those of the opisthosoma, and passing vertically from the under surface of the carapace to be inserted ventrally on the sternum close to the points of articulation of the postoral appendages. There were also a dorsal and a ventral pair of longitudinal muscles traversing the prosoma from end to end (see Lankester, 40). With the welding together of the external skeletal elements to form a compact inexpansible whole, the function of these muscles as dilatators and contractors of the prosoma would cease, leaving them available for other purposes if required.“

Ray Lankester glaubte nun weiter, daß das Entosternum (allerdings später nicht aus Muskeln, sondern aus undifferenzierten Bindegewebsbändern) zu einer Zeit sich von der Sternalfläche des Prosoma ablöste, als die Nervenkette noch doppelt und zu beiden Seiten des Körpers gelegen war; und Pocock meint deshalb ganz richtig, daß „this hypothesis assigns an immense antiquity to the entosternite, an antiquity dating back probably to the Trilobitic stage of Arachnid phylogeny, possibly earlier still. But supposing that the entosternite owes its origin to the detachment of subneural fibrous thickenings (of connective tissue), a later phylogenetic stage can be ascribed to it by assuming its derivation from paired thickenings which floated off on each side of the united nerve-cords, and subsequently fused with one another both transversely and longitudinally to form a gate-like framework beneath the digestive tract. May be the fenestration of the entosternite of *Thelyphonus* is a survival of this early stage.“

Ein schöneres Beispiel als das Entosternum von **Trithyreus** kann man sich kaum zur Stütze dieser Annahme erdenken. Wir sehen die geforderten Längsstämme noch fast unver-

bunden, und vergleichen wir weiter die Längsmuskulatur, welche vom Hinterende des Entosternums in den Hinterleib übergeht, so möchten wir die beiden Längsstämme ohne weiteres dem ventralen Hauptlängsmuskelpaar gleichsetzen, welches wir bei *Koenenia* ausschließlich, aber wenigstens im vorderen Teil des Opisthosoma auch bei den anderen Pedipalpen kennen gelernt haben.

Noch ein weiteres Faktum ist aber zu Gunsten dieser Theorie zu erwähnen. Bei den Pedipalpen sind mir keine Muskeln bekannt geworden, welche vom Entosternum an ein echtes Sternalgebilde (des Prosoma) zögen und vielleicht existieren solche auch bei den anderen Arachniden nicht. Vielmehr ziehen die ventralen entosternalen Muskeln alle an die Grundglieder der Extremitäten, und wir finden daher keine Schwierigkeit, wenn wir die erwähnten Längsstämme des Entosternums von *Trithyreus* mit den Hauptlängsmuskelbändern des Hinterleibes homotyp setzen, wenn wir nur die Möglichkeit und Ausführung einer Wanderung dieser Muskelbänder nach oben (unter den Darmtraktus) zugestehen. Bei dem Verlust ihrer ursprünglichen Muskelfunktion und ihrer Umwandlung in zwei sehnige Bänder ist es weiter selbstverständlich, wenn nun auch die sternocoxalen und tergosternalen Muskeln vom Sternum an das so gebildete paarige Entosternum übergetreten sind, was anscheinend bei allen Cheliceraten eingetreten ist. (Nebenbei bemerkt halte ich die ventralen entosternalen Apophysen wegen ihrer Insertion an den Coxen den übrigen Entosternalmuskeln für homolog und nicht für die ventralen Hälften der prosomalen Dorsoventralmuskeln [d. h. der dorsalen Apophysen]). Hatte das Entosternum erst einmal diese Wandlung durchgemacht und war es zu einem zunächst paarigen, später aber unpaaren Stützpunkt mehrerer Muskelreihen geworden, so ist seine verschiedenartige Formgestaltung in der verschiedenartigen Ausbildung der prosomalen Muskulatur und des Prosomas überhaupt bei den einzelnen Vertretern der Cheliceraten ohne weiteres gegeben.

Wie ich aber die ventralen Apophysen des Entosternums nur als Entosterno-Coxalmuskeln interpretieren kann, so ist es mir (mit Bernard, 3) auch unmöglich anzunehmen, daß außer dem ventralen Hauptlängsmuskelpaar auch das dorsale in unmittelbare Beziehung zur Bildung des Entosternums getreten ist. Ich glaube vielmehr, daß dies Muskelpaar, von dem Reste nur noch bei *Koenenia*, *Trithyreus* und den *Galeodiden* (auch *Cryptostemma*?) erhalten, resp. neu erworben worden sind, zu Gunsten tergocoxaler und anderer Muskeln rückgebildet worden ist. — —

Zum Schluß endlich mag noch hervorgehoben werden, daß wir auf Grund der Zahl und Lagerung der medianen Dorsoventralmuskelpaare des Opisthosoma imstande sind, von den Segmenten des Hinterleibes der *Palpigraden* die ersten 6 mit denselben ersten 6 Segmenten der *Uropygi* und *Amblypygi* zu identifizieren. Da nun in Kapitel I die 3 „postabdominalen“ Hinterleibsringe von *Koenenia* mit den gleichen der *Uropygen* homologisiert werden konnten, so wird folglich die Reduktionszone des einen bei *Koenenia* fehlenden Pedipalpen-Segmentes auf das 7. und 8. eingeengt.

VII. Das Nervensystem.

Wie ähnlich das Muskelsystem, so hat auch das Nervensystem der Pedipalpen seit Emile Blanchard keine monographische Darstellung erfahren. Allerdings finden sich außer bei ihm wiederholt Angaben über dasselbe, zumal über die erst in den letzten Dezennien bekannt gewordenen *Palpigraden*, während von dem Nervensystem der *Schizopeltidia* bisher nichts bekannt war. In dieser Beziehung sind namentlich die Arbeiten von J. van der Hoeven (31), M. Laurie (41), B. Grassi (26), A. Rucker (57) und R. J. Pocock (53) zu nennen.

Rucker beschreibt das Nervensystem der *Palpigraden (Koenenia)* im wesentlichen richtig. Für die *Uro-* und *Amblypygen* ist trotz ihres Alters die Darstellung Blanchards bisher die beste; einige Fehler derselben hat letzthin Pocock für die *Thelyphoniden* berichtigt, wenn auch im übrigen seine Schilderung an Genauigkeit weit hinter derjenigen von Blanchard zurücksteht. Laurie's Angaben über das Nervensystem der *Thelyphoniden* sind ganz oberflächlich und mangelhaft. Ebenso steht van der Hoevens Darstellung des Nervensystems der *Tarantuliden* weit hinter derjenigen des so oft genannten französischen Forschers.

Ohne auf eine genauere Erörterung der bisher bekannt gewordenen Verhältnisse einzugehen, wende ich mich gleich zu der Beschreibung des Nervensystems der 4 Hauptformen der Pedipalpen, die auf meinen eigenen Untersuchungen basiert. Genauer vermag ich freilich nur die bei den *Thelyphonen* und *Tarantuliden* obwaltenden Verhältnisse zu besprechen, da für eine speziellere Untersuchung des Nervensystems der *Schizopeltidia* (*Trithyreus cambridgei* [Thor.]) mein Material leider nicht ausreichte und bei den *Palpigraden* mir die Kleinheit des Objektes erhebliche Schranken in dieser Beziehung in den Weg setzte.

1. Allgemeine Anatomie des Nervensystems der Pedipalpen.

Es ist allgemein bekannt, daß das Nervensystem der *Thelyphoniden* in gewissem Sinne eine Art Mittelstellung zwischen dem der *Scorpione* einer- und dem der *Araneen* andererseits einnimmt. Es bezieht sich diese Annahme auf die bei den *Scorpionen* schon eingeleitete, bei den *Araneen* aber am weitesten gediehene Konzentration, d. h. die Verschmelzung der meso- und metasomalen Ganglien mit dem „unteren Schlundganglion", von dem die Nerven des 2.—6. Extremitätenpaares abgehen. Während bei den *Scorpionen* noch 7 Mittel- und Hinterleibsganglien vorhanden sind, finden wir bei *Thelyphonus* nur noch 1 metasomales, welches im 8.—9. opisthosomalen Segment gelegen und wahrscheinlich aus der Verschmelzung der letzten 5 embryonalen Ganglienpaare (8.—12.) hervorgegangen ist.[1] Das bei *Trithyreus* (*cambridgei*) ebenfalls nur in der Einzahl vorhandene Hinterleibsganglion liegt bei dieser Form im Genitalsegment; und während es hier noch durch eine doppelte Kommissur mit dem Unterschlundganglion verbunden ist, finden wir es bei den *Palpigraden* (*Koenenia*) bereits mit letzterem verschmolzen, und bei den *Tarantuliden* und den *Araneen* endlich können wir an ausgebildeten Tieren keine Spur eines Ganglions mehr im Hinterleibe nachweisen.

Wir können dementsprechend 3 Hauptabschnitte[2] im Zentralnervensystem der ursprünglichen Pedipalpen unterscheiden: Das Gehirn oder obere Schlundganglion, das untere Schlundganglion und 1 Hinterleibsganglion.

[1] Dies nimmt neuerdings auch W. Schimkewitsch (76) an.

[2] d. h. natürlich rein äußerlich topographisch.

Das Oberschlundganglion, welches nach Heymons bei Arachniden die Ganglien des Akrons und der ersten beiden Metamere umfaßt, ist überall durch breite Kommissuren mit dem Unterschlundganglion verbunden. Seine Gestalt ist einer plattgedrückten Kugel ähnlich, deren Querdurchmesser länger (*Amblypygi*) oder kürzer (übrige Pedipalpi) als der Längsdurchmesser ist. Nur bei *Koenenia* kann man am Gehirn auch äußerlich verschiedene Lappen unterscheiden, was bei den übrigen Pedipalpen nicht möglich ist. — Das Oberschlundganglion entsendet die Chelicerennerven, bei den sehenden Formen ferner zwei Augennervenpaare (ein äußeres für die Lateral-, ein inneres für die Medianaugen), und endlich zarte Nerven, welche an die Muskeln des Labrums, des Pharynx und vielleicht auch des prosomalen Mitteldarmes[1] gehen.

Vom großen, verschieden gestalteten Unterschlundganglion gehen der Reihe nach 5 kräftige Nervenpaare an die 5 postoralen Extremitäten. Je nach der mehr oder minder vorgeschrittenen Konzentration des Nervensystems laufen diese Nerven von ihrer Wurzel in ziemlich gerader Richtung in die betreffende Extremität (*Koenenia, Trithyreus, Tarantula*), oder sie beginnen, wie die hinteren Nervenpaare der *Thelyphoniden,* ein Stück vor der Extremitätenbasis, um dann unter Bildung eines Winkels in diese einzulenken. — Ferner entsendet das Unterschlundganglion 2 Nervenpaare an die Coxaldrüsen (*Thelyphonidae, Tarantulidae*).

Vom Hinterende des Unterschlundganglions gehen dann noch Nervenpaare, resp Kommissurenstränge in das Opisthosoma. Es ist hierbei zu beachten, daß die Nerven der vorderen Hinterleibssegmente unabhängig von denen der hinteren Segmente entspringen. Dies trifft sicher für die *Uro-* und *Amblypygen* zu, dürfte aber wahrscheinlich auch für die *Palpigraden* gelten. Naturgemäß liegt die Wurzel der Nerven der hinteren Segmente in der Mitte zwischen den somit seitlich gelegenen Wurzeln der Nerven der vorderen Segmente, doch nimmt bei den *Thelyphoniden* die Wurzel der Kommissur des Unterschlund- und Hinterleibsganglions infolge der ventromedianen Verwachsung der basalen Strecken der beiderseitigen Nervenstämme der vorderen Segmente eine dorsomediane Lage ein. Bei den *Tarantuliden* werden die 5, bei den *Thelyphoniden* die 7 vorderen Hinterleibsringe von seitlichen Nerven innerviert, so daß bei den ersteren die 7, bei den letzteren die 5 hinteren Leibessegmente und das schwanzförmige Telson von Nerven versorgt werden, die mit dem Unterschlundganglion durch eine mediane Wurzel in Verbindung stehen, resp. von diesem abgehen.

Bei den *Schizopeltidia* (und wahrscheinlich auch bei den *Palpigradi*) ist, wie bereits angedeutet, ein ähnlicher Unterschied in der Innervierung der Hinterleibsringe ausgeprägt, nur konnte leider nichts genaueres in diesem Punkte ermittelt werden.

Die erwähnten hinteren, median gelegenen, resp. entspringenden Nerven gehen bei den *Thelyphoniden* von dem im hinteren Teil des 8. und vorderen Teil des 9. Segmentes, bei *Trithyreus* von dem im Genitalsegment gelegenen Ganglion ab. Auch bei *Koenenia mirabilis* sah ich entsprechende Nerven in paariger Anordnung von dem hier direkt mit dem Unterschlundganglion verbundenen Hinterleibsganglion nach hinten ausstrahlen. Bei den *Amblypygen* ist dies Ganglion vollends mit dem ersteren verschmolzen und die betreffenden Nerven verlaufen daher in einem gemeinsamen Mittelstrange bis ins Hinterende des Leibes.

Pocock ist meines Wissens der erste, welcher jenen Unterschied zwischen den mittleren

[1] Außerlich untersucht geht dies Nervenpaar vom Oberschlundganglion ab, vielleicht gehört es dem Deutocerebron an?

und seitlichen Nerven des Opisthosoma der *Thelyphoniden* hervorgehoben hat, aber seine Theorie von der sekundären Natur der mittleren Paare ist, wie am Schlusse dieses Kapitels noch dargelegt wird, wahrscheinlich unrichtig.

2. Spezielle Beschreibung des Nervensystems.

a. Das Oberschlundganglion und die von ihm abgehenden Nerven.

Thelyphonidae. Die allgemeine Gestalt des oberen Schlundganglions habe ich oben bereits angedeutet; es mag noch hinzugefügt werden, daß dasselbe vorn eine schwache mediane Einbuchtung aufweist, die sich als eine seichte Furche oben mehr oder weniger deutlich eine Strecke weit nach hinten verfolgen läßt. Sie ist das äußerliche Kennzeichen der Differenzierung innerer getrennter linker und rechter Gehirnlappen, wie sie von *Limulus* und anderen Cheliceraten bekannt geworden sind. Die vorn seitlich über der Kommissur entspringenden, an ihrer Basis etwas angeschwollenen Chelicerennerven, die bei Alkoholexemplaren oft samt dem vorderen Teile des Oberschlundganglions von geronnenem Blut[1] umhüllt sind, täuschen leicht eine doppel-birnförmige Gestalt des Gehirnes vor, wie sie sich auch tatsächlich bei Blanchard, Laurie und Pocock abgebildet findet.

An der Vorderseite des Gehirnes entspringen dorsolateral die 2 Augennervenpaare. Das seitliche Paar (nla) innerviert die jederseits in der Drei- (selten Vier- oder Fünf-) Zahl vorhandenen Seitenaugen, das mittlere Paar (nma) die stets in der Zweizahl entwickelten Medianaugen. Die Augennerven sind schon von ihrer Wurzel an sehr zart; nach vorn hin convergieren sie zunächst, flachen sich ab, indem sie gleichzeitig ihre Breitseite der Sagittalen des Körpers parallel stellen, und verlaufen zwischen dem 1. prosomalen Dorsoventralmuskelpaar (1, Tergolabralmuskel) hindurch, um nach dem Durchtritt wieder zu divergieren. Die beiden Seitennerven biegen dann ziemlich plötzlich um und gehen oberflächlich oder zum Teil unter und zwischen den Fasern des Musculus rotator dorsalis chelicerae (2) durch, am Seitenrande des Carapax nach hinten kehrend, zu den Seitenaugen. Die beiden Mittelnerven ziehen in ziemlich gerader Richtung nach vorn zu den Mittelaugen. Ob von den Seitennerven kleine Nervenfasern an die in ihrer Nähe liegenden Muskeln abgegeben werden, wie Blanchard angibt, habe ich nicht bestimmt erweisen können.

Die beiden Chelicerennerven (n 1) verjüngen sich sehr bald nach ihrem Ursprung, indem sie sich zugleich in einen zarten oberen und einen kräftigeren unteren Ast gabeln; letzterer verzweigt sich im Innern des Basalgliedes der Chelicere weiter, wie es in Taf. I, Fig. 1 und Textfigur 29 angedeutet worden ist.

Unterhalb der Augen- und zwischen den Chelicerennerven entspringen zwei zarte Nerven, welche an die Muskeln der oberen Pharynxlamelle und des Labrums gehen (nlbr). Sie gehören vermutlich dem Deutocerebron an und werden bereits von Blanchard erwähnt. Ein weiterer Pharyngealnerv entspringt tiefer mit 2 Wurzeln dicht über dem hier die

[1] Nach den jüngst erschienenen Ausführungen von L. Bruntz (78) erscheint es mir nicht unmöglich, daß dies vermeintliche „geronnene Blut", welches sich meist auch auf der sternalen Fläche des Prosoma zwischen der Hypodermis und dem Unterschlundganglion, sowie in der Nähe des Pharynx, im Labrum und den Coxognathen (bei *Thelyphoniden* und *Tarantuliden*) findet, von seinen „Nephrocytes à carminate" gebildet wird, die beim Stoffwechsel eine Rolle spielen und von dem genannten Forscher bei verschiedenen *Arachniden* an den nämlichen Stellen nachgewiesen worden sind. Leider habe ich seinerzeit versäumt, diese Zellkomplexe auf ihren histologischen Bau zu prüfen.

breiten Kommissuren passierenden Oesophagus, ganz so, wie ihn Blanchard für *Buthus occitanus* beschrieben und abgebildet hat (n ph).

Endlich finden wir bei vorsichtiger Präparation 2 feine Nerven von der Hinterseite des Gehirnes dicht über der Kommissur abgehen, welche den prosomalen Mitteldarm versorgen (n sy). Auch diese Nerven hat das scharfsichtige Auge des französischen Forschers schon gesehen.

Tarantulidae. Entsprechend der abweichenden Gestalt des Prosoma der *Amblypygen* von dem der *Thelyphoniden* ist auch die äußere Form des Oberschlundganglions, wie oben schon angegeben, von der der genannten Pedipalpen verschieden (Taf. I, Fig. 2 und Textfig. 32). Die von ihm abgehenden Nerven sind leicht mit denen zu indentifizieren, die wir bei *Thelyphonus* fanden. Die seitlichen und medianen Augennerven, die der Cheliceren, die hinteren sympatischen Nerven (n sy) entsprechen auffallend denen jener Form. Während sich aber bei *Thelyphonus* nur 1 oberes Paar (n lbr) und ein unpaarer unterer, mit doppelter Wurzel entspringender (n ph) Pharyngealnerv fand, konnte ich deren bei *Damon variegatus* (Perty) 2 obere Paare (n lbr 1 und 2) und 1 medianen unteren, unpaaren Nerven (n ph) konstatieren.

Schizopeltidia und Palpigradi. Bei *Trithyreus cambridgei* hat das Oberschlundganglion eine elliptisch runde Gestalt und weist keine äußerlich sichtbaren Lappenbildungen auf; wie bei den nahe verwandten *Thelyphoniden* ist es deutlich länger als breit. Außer den dicht über der Kommissur auf der Vorderseite entspringenden Chelicerennerven (n 1) konnte ich leider bei der sehr geringen Zahl meiner Untersuchungsobjekte keine Gehirnnerven nachweisen, und das Fehlen der bekannten Augennerven findet ja in dem Mangel der Sehorgane seine Erklärung.

Bei *Koenenia* ist das Oberschlundganglion unverhältnismäßig groß, eine Tatsache, die bereits Rucker hervorgehoben hat (Textfig. 31, 41, 84—89). Es nimmt einen großen Teil der dorsalen Hälfte des vorderen Abschnittes des Prosoma ein und erstreckt sich im Gegensatz zu den bei den übrigen Pedipalpen obwaltenden Verhältnissen weit nach hinten über den Vorderrand des Entosternits hinaus (Textfig. 41, 88—90), das prosomale Darmdivertikel zum Teil bedeckend. Seine Gestalt ist länglich, im Aufsichtsbilde von vorn nach hinten zu etwas an Breite zunehmend. In seiner Mitte etwa bemerken wir seitlich jederseits einen, vom Hauptteil des Gehirnes durch eine dorsale Furche abgetrennten, ein wenig nach hinten abstehenden Lappen (osglll). In dieser Furche verlaufen auch die schon von Grassi beschriebenen langen musculi levatores chelicerae (Textfig. 84—90, No. 11). Das etwas flache Hinterende des Gehirnes ist dreilappig und überragt ein wenig die Wurzeln des Nervenpaares der 5. Extremität.

Vorn entspringen am Gehirn in bekannter Weise die Chelicerennerven (n 1) mit verdickter Basis. Auf meinen Schnittserien konnte ich ferner einen zarten Pharyngealnerv, sowie Nervenfasern, welche die lateralen und medianen Sinneshaare innervieren, erkennen; dieselben werden schon von Miss Rucker erwähnt.

b. Das Unterschlundganglion und die von ihm abgehenden prosomalen Nerven.

Thelyphonidae. Das untere Schlundganglion der *Thelyphoniden*, welches die Ganglien des 3. bis 14. Metameres umfaßt, ist von relativ geringer Größe; seine Länge übertrifft nur wenig das Doppelte, seine größte Breite wohl kaum mehr als das Eineinhalbfache der entsprechenden Maße des Oberschlundganglions. Es liegt naturgemäß an der Bauchseite des Prosoma, wo es sich etwa vom Hinterrande der 2. bis an den Vorderrand der 5. Extremität ausdehnt und

seitlich, namentlich in seinem hinteren Teile, von dem anteromedianen Coxalapodem der 4. Extremität eingefaßt wird. Im Aufsichtsbilde zeigt das Unterschlundganglion eine ovale Gestalt, dessen Spitze nach hinten gerichtet ist (Taf. I, Fig. 1, Textfig. 29, uslg).

Die 5 Hauptnervenpaare, welche vom Unterschlundganglion ausgehen und bekanntlich der Reihe nach zum 2.—6. Extremitätenpaar gehören, erlauben uns eine leichte Orientierung an demselben.

Die Nerven des vordersten (zweiten) Paares sind die stärksten und entsprechend der Lage der Coxen der 2. Extremität seitlich nach vorne gerichtet, während ihre Wurzeln unterhalb der Chelicerennervenwurzeln liegen. Jeder der beiden Nerven gabelt sich schon dicht hinter seiner Wurzel, indem er einen starken innenseitlichen Ast (n 2 cx) abgibt, welcher die Muskeln und die weichhäutigen Haarfelder des Gnathocoxits innerviert; dieser Ast ist selbst wieder in mannigfaltiger Weise verzweigt und endet in der Spitze des Gnathocoxits. Der Hauptstamm (n 2) geht in den Trochanter und die folgenden Beinglieder; schon in dem Basalglied des Beines (der Coxa) gabelt er sich abermals, was sich dann distalwärts oft wiederholt. Ferner entspringt ein feiner, am Ende verzweigter Nerv (n 2 b) dorsal an der Wurzel des Hauptnerven, welcher einige Hüftmuskeln der 2. Extremität innerviert. Von untergeordnetem Interesse ist endlich 1 feine Nervenfaser, welche dicht neben dem letztgenannten Wurzelnerven abgeht (n 2 a).

Die Nerven des folgenden (dritten) Paares (n 3) sind schwächer als die vorhergehenden, mehr seitlich und nur wenig nach vorne gerichtet; sie innervieren die dritte, als eine Art Fühler fungierende Extremität. Der Hauptnerv bleibt zunächst einfach und gibt erst in der Coxa einen starken hinteren Seitenast ab, in gleicher Weise wie der entsprechende Nervenstrang der 2. Extremität. Auch sehen wir wieder einen zarten, distal mehrfach verzweigten Nerven (n 3 a) dorsal an der Wurzel des Hauptnerven entspringen, der sich schräg nach vorne und zugleich nach oben wendet und mehrere Hüftmuskeln der 2. Extremität, vielleicht auch der Cheliceren versorgt. Ein zweiter, noch feinerer und anscheinend einfacher Nerv (n 3 b) geht hinter diesem ab und ist seitwärts gerichtet.

Die Nerven des weiter folgenden (vierten) Paares (n 4) sind von der Stärke des vorhergehenden, oder ein wenig schwächer und genau seitlich verlaufend, soweit ihre Lage in der Hüfte der 4. Extremität in Betracht kommt. Der Hauptnerv gibt dicht hinter seiner Wurzel einen vorderen Seitennerv (n 4 z) ab; dorsal entspringt an ihr ein starker Ast (n 4 c), der sich bald gabelt und in erster Linie die Hüftmuskeln des 4. Extremitätenpaares versorgt. Endlich sind demselben Nervenpaar vielleicht noch zwei feine, einfache, seitlich gerichtete Nerven (n 4 a und b) zuzurechnen, welche dicht vor der Wurzel desselben und hinter dem zuletzt erwähnten dorsalen Wurzelnerven des dritten Nervenpaares (n 3 b) abgehen.

Die Nerven des fünften Paares (n 5) verlaufen von ihrer etwa in der Mitte der Coxen der 4. Extremität gelegenen Wurzel zunächst nach hinten und biegen dann seitwärts in die Hüften der fünften ein, um hier bald einen vorderen Seitenast abzugeben. Die Hauptnerven liegen an der Biegungsstelle unter dem Hinterrande des anteromedianen Coxalapodemes der 4. Extremität, eine Tatsache, die bei der Präparation besonders zu beachten ist. Von dorsalen Wurzelzweignerven haben wir 3 zu verzeichnen, zwei vordere seitliche, sehr zarte, die gleichfalls hinter jenem Apodem umbiegen und Muskeln der 4. und 5. Extremität innervieren; der hintere, innere (n 5 c) ist kräftiger und zeigt eine verbreiterte Basis; er geht wie der

Hauptnerv in die Grundglieder der 5. Extremität, wo ich seinen Verlauf nicht genauer untersucht habe.

Das letzte (sechste) prosomale Nervenpaar (n 6) schlägt zunächst eine ähnliche Richtung ein wie das vorhergehende und biegt dann in die Hüften der 6. Extremität ein, um hier, ähnlich wie die Nerven der 2. und 3., einen hinteren Seitenast abzugeben. Eigentümlich ist, daß der Hauptnerv beim Passieren der Hüfte des vorletzten Beinpaares an deren Muskeln einen außenseitlichen, kleinen, verzweigten Ast entsendet (n 6 z), von dem uns schon Blanchard berichtet hat. Wieder sind 3 dorsale Wurzelzweignerven ausgebildet, deren vorderster (äußerer) (n 6 a) bisweilen an der Basis mit dem zweiten (n 6 b) zusammenhängt und vielleicht auch richtiger als Zweig desselben betrachtet wird; er versorgt Hüftmuskeln der 5. Extremität. Der zweite, stärkere, hat eine verbreiterte Basis, welche am äußeren Seitenrande der Wurzel des Hauptnerven gelegen ist; er verläuft ziemlich gerade nach hinten in die Hüfte der 6. Extremität, nachdem er einen Seitenzweig (n 6 b [2]) an Hüftmuskeln des vorhergehenden Beinpaares abgegeben hat. Innenseitlich entspringt an der Wurzel des Hauptnerven der dritte der 3 dorsalen Wurzelnerven (n 6 c); er ist der kräftigste und sowohl von Blanchard, wie auch von Pocock (53) beschrieben worden; seine Zweignerven gehen sämtlich an Hüftmuskeln der 6. Extremität, und nicht auch, wie Blanchard es angegeben hat, an Muskeln des Opisthosoma.

Zwischen den Wurzeln des letzten Nervenpaares liegt die gemeinsame Wurzel der Nervenkette des Hinterleibes, die später beschrieben wird.

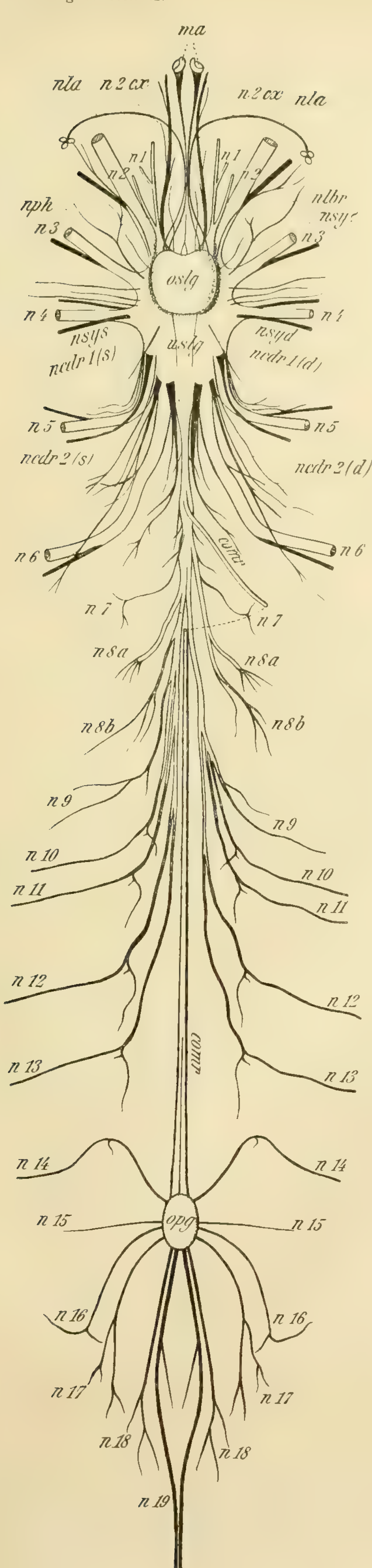
Ventrale Wurzelzweignerven habe ich am Unterschlundganglion der *Thelyphoniden* nicht beobachtet.

Außer einem feinen Nerven, der jederseits zwischen den Hauptnerven der 2. und 3. Extremität entspringt (n sy?) und dorsal aufsteigt, vielleicht einen Teil des prosomalen Mitteldarmes versorgt, sind nun endlich zwei Nervenpare besonders interessant, welche die Coxaldrüsen innervieren. Bei den lipoctenen Arachniden hat man dieselben bisher noch nicht gefunden. Das erste (vordere) Paar entspringt auf der dorsalen Fläche des Unterschlundganglions (cdrn 1), jeder der feinen Nerven zieht schräg seitlich nach hinten an die Coxaldrüse. Das zweite (hintere) Paar geht etwas vor und seitlich von dem 1. und 2. dorsalen Wurzelnerven der 6. Extremität (cdrn 2) ab und gewährt zunächst den Anschein, als sei es zu diesen gehörig; während jene aber Coxalmuskeln der 5. und 6. Extremität innervieren, versorgen diese den hinteren Teil der Coxaldrüse; die Spitze jedes der feinen Nerven fand ich verzweigt.

Tarantulidae. Das Unterschlundganglion der *Tarantuliden* ist relativ ein wenig größer als das der *Thelyphoniden*, was jedenfalls damit zusammenhängt, daß bei diesen nur die Ganglien der 7 vorderen Segmente, bei jenen aber sämtliche Ganglien des Opisthosoma eine Verschmelzung mit dem ursprünglichen Unterschlundganglion eingegangen sind. In der Ansicht von oben ist es fast kreisrund, vielleicht sogar noch ein wenig breiter als lang (cf. Taf. I, Fig. 2, Textfig. 32).

Die fünf Nervenpaare des 2.—6. Extremitätenpaares sind jederseits strahlig angeordnet und alle von annähernd gleicher Stärke, nur dasjenige der 3. und 6. Extremität ist bisweilen ein wenig schwächer.

Das vorderste Nervenpaar (n 2) innerviert die mächtig entwickelte 2. Extremität.



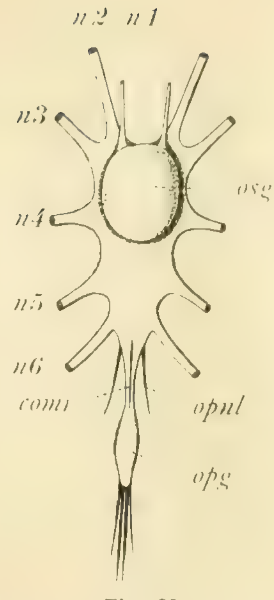


Fig. 30.
Trithyreus cambridgei (Thor.) ♀.
Dasselbe, wie Fig. 31.
Schematisch.

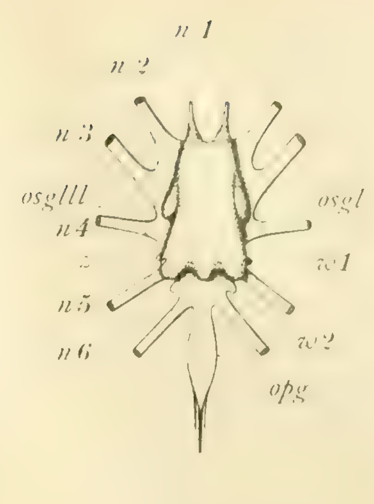


Fig. 31.
Koenenia mirabilis (Gr.) ♀.
Das Zentralnervensystem und die hauptsächlichsten Nerven in ihren grundwärtigen Abschnitten. Von oben gesehen.
Weniger schematisch.

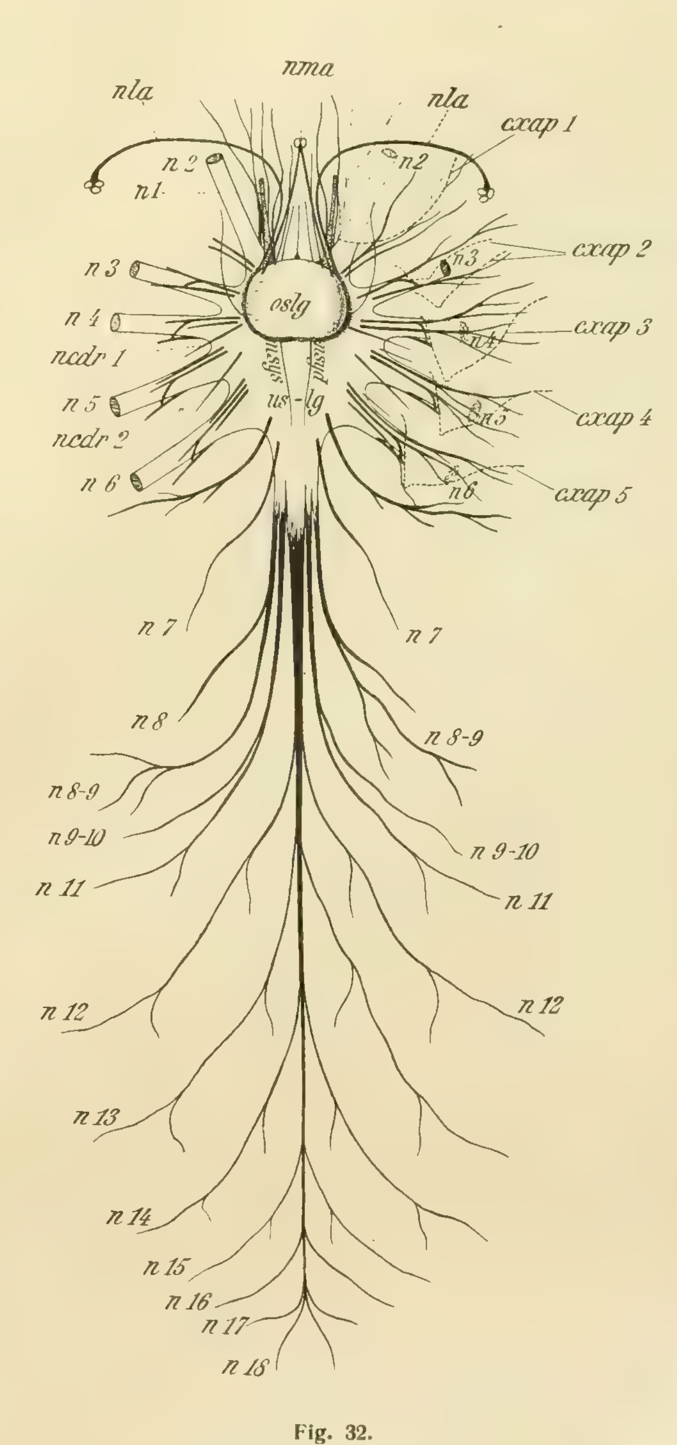


Fig. 29.
Thelyphonus caudatus (L.).

Das ganze Nervensystem in etwas schematisierter Darstellung; der prosomale Teil der Figur ist der Fig. 1, Tafel I entnommen; die Hinterleibsnerven n 9 — n 16 sind kurz vor dem Seitenrande der entsprechenden Urosternite abgeschnitten, sie wenden sich dort nach den zugehörigen Tergiten; von den beiden Schwanznerven ist nur das vordere Stück gezeichnet (n 19) [vergl. auch Fig. 6 auf Taf. II].

Fig. 32.
Tarantula palmata (Hbst.).

Die Figur entspricht der Textfig. 29 von *Thelyphonus*; betreffs des prosomalen Teiles derselben vergl. Taf. I, Fig. 2. Auf der rechten Seite sind die großen Coxalapodeme (cxap 1—5) der 2.—6. Extremität mit gestrichelten Linien eingezeichnet und nur die auf ihrer vorderen Seite verlaufenden Wurzelnerven ausgezogen. Hinterleibsnerven nur im vorderen Teile etwas schematisiert.

Nahe seiner Wurzel entspringen an der Vorderseite jederseits 2 Seitennerven, welche den Kaufortsatz versorgen (n 2 cx 1 und 2); sie entsprechen jenen einfachen Gnatocoxitnerven der *Thelyphoni*. Etwas weiter wurzelabwärts gibt der Hauptnerv einen etwas stärkeren vorderen Seitennerven (n 2 z) ab, welcher die Trochantermuskeln der 2. Extremität innerviert. Von dorsalen Wurzelzweignerven sind zwei vorhanden, von denen der vordere, stärkere (n 2 a) sowohl Trochanter-, wie auch Hüftmuskeln versorgt; der hintere, zweite ist zarter und läuft jenen teilweise parallel (n 2 b).

Das folgende Nervenpaar (n 3) gehört zur 3. Extremität. Es interessieren uns an ihm 2 dorsale Wurzelnerven, deren einer (der vordere, n 3 a) auf der vorderen (oberen), deren anderer (n 3 b) auf der hinteren Seite des vorderen Coxalapodemes der 3. Extremität verläuft und verschiedene Hüft- und Trochantermuskeln innerviert (cf. auch Textfig. 32); der vordere versorgt auch verschiedene Rumpfmuskeln. Wichtig ist nun, daß der vordere und hintere Wurzelnerv durch eine Kommissur miteinander verbunden sind, welche hart an dem Innenrande des genannten Apodems verläuft, ein Verhalten, welches mir von anderen Arachniden nicht bekannt geworden ist (Taf. I, Fig. 2 und Textfig. 32, anst 2).

Die 3 folgenden Nervenpaare (n 4—n 6) bieten insofern einen Unterschied gegen die beiden vorhergehenden, als wir nicht nur dorsale, sondern auch ventrale Wurzelzweignerven auffinden können. Die ventralen sind stets einfach und zart; man bemerkt sie erst, wenn man das Unterschlundganglion von unten betrachtet (Taf. I, Fig. 3, n 4—n 6 v). Von dorsalen Wurzelnerven beobachten wir auch mehr als am 2. Paar (n 3), nämlich 3 am 3. und 4. (n 4 und n 5), 5 am 5. Nervenpaar (n 6), und außerdem noch je 1 winzigen Wurzelnerv (x) an der Vorderseite der beiden hinteren Hauptnerven. Wenn wir nun versuchen, die verschiedenen Wurzelnerven der 3 hinteren Paare mit denen des zweiten Paares (n 3) zu homologisieren, so werden wir hierin sehr durch die Ausbildung einer gleichen Kommissur zwischen je 2 Wurzelnerven der ersteren (n 4—n 6) unterstützt; von dieser können wir daher wohl ohne Bedenken den vorderen wie den hinteren den gleich gelegenen des Nervenpaares n 3 gleichsetzen. Der hintere Wurzelnerv des letztgemeinten Paares erscheint dann auch an den drei hinteren Paaren als hinterer Seitennerv des Hauptstammes (n 4—n 6 c), obgleich seine Lage dort ein wenig abweicht; ferner sehen wir, daß er stets hinter dem jedesmaligen vorderen Coxalapodem der 4.—6. Extremität verläuft und seine Fasern an die Coxal- und (?) Trochanteralmuskeln der genannten Extremitäten abgibt. So können wir denn weiter schließen, daß das Nervenpaar n 4 hinter, die beiden hinteren Paare n 5 und n 6 aber vor dem vorderen der durch eine Kommissur miteinander verbundenen Wurzelnerven einen solchen mehr aufweist (n 4 b, n 5 a und n 6 a). Das hinterste Nervenpaar (n 6) besitzt überdies auch noch einen überzähligen hinteren (n 6 d), der aber nur zart und unverzweigt ist, und endlich den kräftigen Wurzelnerven n 6 e, den wir schon bei *Thelyphoniden* (n 6 c) fanden, und welcher, wie dort, auch hier die hinteren prosomalen Muskelbündel innerviert. Bei den *Tarantuliden* kann man seine Zugehörigkeit zum Hauptnerven der 6. Extremität nicht mehr so klar erkennen, ein Vergleich mit *Thelyphonus* bringt uns aber diesbezüglich sofort Klarheit. Daß die Hauptstämme auch der Nerven der 3 hinteren Beinpaare sich bereits in den Coxen zu verzweigen beginnen, braucht wohl nicht noch besonders hervorgehoben zu werden.

Wie bei den *Thelyphoniden* bleiben uns nun auch noch hier drei Nervenpaare zu

erwähnen übrig. Das vorderste (n sy?) entspringt seitlich vom Gehirn auf der Fläche des Unterschlundganglions, etwa zwischen den Wurzeln der Nerven n 3 und n 4; die beiden zarten Nerven ziehen dorsal und innervieren vielleicht den vorderen Teil des prosomalen Mitteldarmes, wie ich es auch von einem gleich benannten feinen Nerven der *Thelyphoni* vermutet habe (cf. Taf. I, Fig. 1 und Textfig. 29). Die beiden hinteren Paare (cdrn 1 und cdrn 2) erscheinen zunächst als dorsale Wurzelnerven der Nerven des 4. und 5. Beinpaares, sie innervieren aber, wie die entsprechenden Nerven der *Thelyphoniden*, die Coxaldrüsen; sie sind kurz, einfach und leicht bei der Präparation zu übersehen, wenn man nicht von Anfang an Acht auf ihr Vorhandensein gibt.

Von der Hinterseite des Unterschlundganglions gehen wieder die das Opisthosoma versorgenden Nerven aus.

Schizopeltidia. Die allgemeine Gestalt des Unterschlundganglions ist noch etwas länglicher als bei den nahe verwandten *Thelyphoniden*. Es reicht vom Hinterrande der Hüften des 2. bis an den Vorderrand der Hüften des 5. Extremitätenpaares, nimmt also relativ bedeutend mehr Raum ein als das jener Formen. Leider reichte mein Material nicht aus, um mehr als den Verlauf der Hauptbeinnerven des Prosoma zu ermitteln, die sämtlich vom Unterschlundganglion aus, direkt in die Extremitäten einlaufen (Textfig. 30). Von Interesse ist die relative Größe des letzteren, ein Punkt, in dem die *Schizopeltidia* gleichfalls zu den *Palpigraden* überzuleiten scheinen.

Palpigradi. Im Verhältnis zum oberen ist das untere Schlundganglion der *Palpigraden* das kleinste der Pedipalpen, wenngleich es den relativ größten Raum im Prosoma dieser kleinen Tierchen einnimmt (cf. Textfig. 31, 41, 85—91). Im Aufsichtsbilde (Textfig. 31) nimmt es von vorn nach hinten bedeutend an Breite ab; es dehnt sich fast über die ganze Länge der Unterseite des Vorderleibes aus und setzt sich nach hinten unmittelbar in das Hinterleibsganglion fort, ein von *Trithyreus* abweichendes Verhalten. Infolgedessen gehen die Beinnerven sämtlich in gerader Richtung vom Ganglion in die Extremität ab. Erwähnen möchte ich noch, daß man die Ganglienzellen bis in den Grund der Coxen der 2.—6. Extremität verfolgen kann (ihre äußerste Grenze gibt in der Textfig. 31 die punktierte Linie z an); ferner bildet das Unterschlundganglion je eine seitliche lappenartige Wucherung (w 1 und w 2) zwischen den Wurzeln der 3 hinteren Nervenpaare, die mir von anderen Pedipalpen nicht bekannt geworden ist; vielleicht stehen dieselben in Beziehung zu dorsalen Wurzelzweignerven (?).

c. Die Ganglien und Nerven des Opisthosoma.

Wie wir bereits eingangs erfahren haben, kann man die Nerven des Opisthosoma in zwei Arten zerlegen, welche durch ihren Ursprung am Hinterende des Unterschlundganglions charakterisiert sind. Eine Unterscheidung derselben ist sowohl bei den großen Formen, den *Thelyphoniden* und *Tarantuliden*, wie auch bei den kleinen *Schizopeltidia (Trithyreus)* möglich, während ich bei den winzigen *Koenenien* leider noch keinen Aufschluß habe erhalten können. Durch die Vorwärtswanderung der Ganglien des Meso- und Metasoma und die dann eintretende Verschmelzung derselben mit dem Unterschlundganglion ist es leicht erklärlich, daß die Nerven der vorderen Hinterleibssegmente mehr seitlich am Hinterende des letzteren entspringen als die der hinteren Segmente.

Thelyphonidae. Bei den *Thelyphoniden* gehen vom verschmälerten Hinterende des Unterschlundganglions zwei verschiedene Nervenstränge ab (Taf. I, Fig. 1 und Textfig. 29). Die Wurzel des einen (opnw) liegt dorsal, ist relativ breit und verschmälert sich nach hinten zu allmählich; durch eine dorsale Längsfurche erscheint sie aus der Verschmelzung eines Strangpaares hervorgegangen. Der aus ihr abgehende einheitliche Nervenstrang ist die Kommissur des Hinterleibs- mit dem Unterschlundganglion. Diese Kommissur ist einfach und nicht doppelt, wie neuerdings Laurie (41) und Pocock (53) behauptet haben, nur an ihrem hintersten Ende, dicht vor dem Hinterleibsganglion teilt sie sich ganz so, wie es schon Blanchard beschrieben hat. Der andere Nervenstrang gibt seine paarige Herkunft oft deutlicher zu erkennen, meist ist er jedoch wurzelwärts einfach (Taf. I, II, Fig. 1, 9 und Textfig. 29); er entspringt unter und seitlich von jener Kommissur, sodaß diese in ihrem proximalen Teile in einer, von dem letztgemeinten Nervenstrang gebildeten Rinne verläuft. Von diesem gehen die Nerven ab, welche die 7 vorderen Hinterleibsringe innervieren.

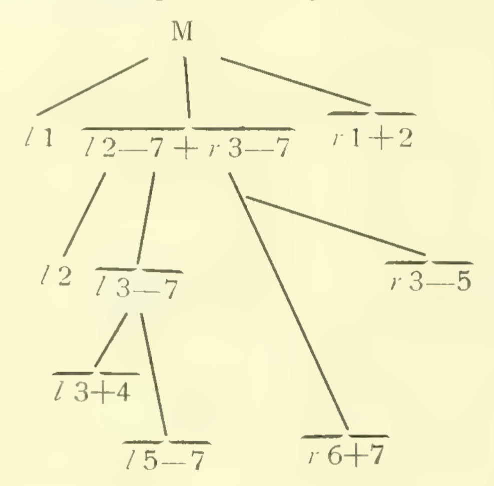
Es ist nicht leicht, den Verlauf dieser Nerven zu schildern; so einfach wie ihn Pocock (53) neuerdings angibt, fand ich ihn niemals; Pococks Darstellung ist schematisch und den Tatsachen nicht entsprechend. Andrerseits ist auch Blanchards Untersuchung nicht sehr erfolgreich gewesen, doch bei weitem genauer und zutreffender als die des englischen Forschers.

Zumeist verläuft der basale Nervenstrang ungeteilt bis in die vordere Hälfte des letzten Beinabschnittes des Prosoma, indem er einige winzige Fasern an die Sternalmuskeln des Prosoma abgibt (Taf. I, Fig. 1 und Textfig. 29, y, z). Von hier ab beginnt er sich zu verzweigen. Merkwürdigerweise erhielt ich von dieser Verzweigung niemals ein symmetrisches Bild, sondern stets gingen die gleichartigen Nerven auf beiden Seiten verschiedenartig vom Hauptstrange ab.

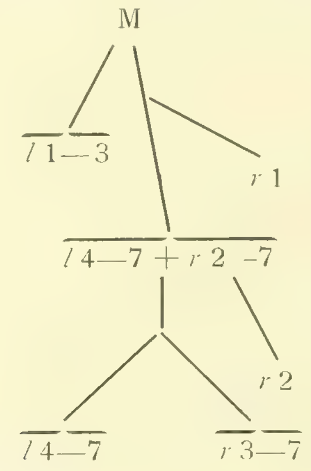
Es sei nun zunächst ein Fall geschildert, der relativ oft gefunden wird und in Taf. I, Fig. 1 und Textfig. 29 dargestellt ist. Der basale Hauptstrang gibt zuvorderst links einen feinen, einfachen, rechts einen bedeutend stärkeren, zusammengesetzten Nerven ab, während sich der Hauptstrang noch ein kurzes Stück nach hinten fortsetzt. Der linke einfache Nerv (n 7) ist der Nerv des 1. mesosomalen Segmentes und geht auch tatsächlich an die Muskeln desselben, vornehmlich diejenigen, welche den Hinter- mit dem Vorderleib verbinden. Der rechte Nerv (n 7—8) teilt sich bald nach seinem Ursprung; wir erkennen in dem vorderen Zweige den entsprechenden Nerven des 1. Hinterleibsringes der linken Seite; die hintere Fortsetzung des Hauptzweiges geht in den Hinterleib über, um sich hier weiter zu verästeln. Die Gabeläste sind etwa gleich stark, der äußere vordere (n 8 a) innerviert die Muskularis-Schicht des Uterus internus, der innere (n 8 b) die Muskeln, welche sich dorsal vom Uterus internus zwischen dem 1. mesosomalen Sternit und dem Uterus externus ausbreiten; beide gehören somit dem 2. mesosomalen Segmente an.

Verfolgen wir nun die kurze Verlängerung des Hauptstranges weiter. Dieser gabelt sich kurz vor seinem Eintritt in den Hinterleib in drei Äste. Der äußere (n 8 a, b) innerviert die Muskularis des Uterus internus und die Muskeln, welche über diesem liegen; er erweist sich also als gleichwertig dem hinteren Teile des ersten Seitennerven der rechten Körperseite und gehört zum 2. mesosomalen Segment. Die beiden mittleren sind einander gleichwertig, da sie weiter hinten die Nerven des 3.—7. Hinterleibsringes abgeben (n 9—13 l und n 9—13 r). Auch in dem Ursprung dieser Nerven fand ich stets eine Asymmetrie

zwischen beiden Körperseiten ausgeprägt. In dem schematischen Bilde der Textfig. 29 sehen wir rechts die Nerven des 3.—5. Segmentes ziemlich an einer Stelle abgehen, die des 3. und 4. Segmentes bleiben vor ihrer Trennung sogar noch ein kurzes Stück vereinigt (n 9—11); die Wurzel dieser Nerven liegt etwa in der Mitte des 2. Segmentes. Links zeigen nur die Nerven des 3. und 4. Segmentes eine engere Zusammengehörigkeit, ihre gemeinsame Wurzel liegt an der Basis des Hinterleibes. Der Nerv des 5. Segmentes (n 11) geht von einem Strange ab, dessen Wurzel mit der eben genannten beginnt, und welcher weiter hinten noch die Nerven des 6. und 7. Segmentes abgibt, die auf der rechten Körperseite für sich allein zusammenhängen. Folgendes Schema mag das Gesagte noch mehr verdeutlichen:



Bei einem anderen *Thelyphonus caudatus* ♀ erhielt ich ein abweichendes Schema, indem sich vom Hauptstrange M zunächst links ein kräftiger Nerv abzweigte, dessen Zweige die 3 ersten Hinterleibsringe versorgten, während erst etwas weiter hinten rechts ein feiner Nerv zum 1. mesosomalen Segment abging. Sodann zweigte sich rechts der starke Nerv des Genitalsegmentes ab, und weiter gabelte sich der Hauptstrang in einen linken und rechten Ast, von denen der linke die des 4.—7., der rechte die Nerven des 3.—7. Hinterleibssegmentes enthielt. Schematisch ließe sich dieser Fund folgendermaßen darstellen:



Gewisse Variationen zeigten sich noch in der Lage der Wurzeln verschiedener Nerven,

auf die hier aber nicht näher eingegangen werden kann. Die Asymmetrie der beiderseitigen Nervenfasern des vorderen Teiles des Opisthosoma und die berührte Variation derselben spricht deutlich dafür, daß wir hier Verhältnisse vor uns haben, welche noch heute nicht fixiert worden sind. Von den 3 hinteren Nerven (des 5.—7. Segmentes) sei noch angeführt, daß sie vor dem entsprechenden Dorsoventralmuskel nach außen umbiegen und zu den Muskelfasern des betreffenden Segmentes gehen, nachdem sie an die Dorsoventralmuskeln ebenfalls einen kräftigen Zweig abgegeben haben. Auch in dieser Hinsicht ist Blanchards Darstellung richtig, diejenige Pococks (53) jedoch nicht.

Die Nerven des 8.—12. Hinterleibsringes und des Schwanzfadens gehen von dem bekannten großen Ganglion ab, welches in dem hinteren Teile des 8. und dem vorderen des 9. Segmentes gelegen und mit dem Unterschlundganglion durch die oben erwähnte Kommissur verbunden ist. Die Verdoppelung der, wie bereits gesagt, im größten Teile ihrer Ausdehnung einfachen Kommissur beginnt erst im 7. Segmente (Taf. II, Fig. 6). Das metasomale Ganglion hat von oben gesehen eine elliptische Form, wie sie schon Blanchard gesehen hat. Laurie (41) und Pocock (53) bilden es mit Unrecht sternförmig in Zipfel ausgezogen ab (cf. Taf. II, Fig. 6, opg).

Die Nerven, welche von diesem Gangl on entspringen, hat früher nur Blanchard sämtlich richtig gesehen; die beiden englischen Autoren bilden auch diese fehlerhaft ab, ohne ein Wort über sie zu verlieren. Es sind ihrer 6 Paare. Das erste (n 14) geht ziemlich am vorderen Ende seitlich ab und verläuft zunächst nach vorn, um dann an der Vorderseite des letzten (8.) Dorsoventralmuskels umzubiegen, und eine ähnliche Richtung einzuschlagen, wie die Nerven der vorhergehenden Segmente. Das zweite Paar (n 15) ist weit zarter und kürzer, es liegt an der Grenze der Sternite des 8. und 9. Segmentes, wendet sich seitlich und innerviert die ventralen Retraktoren des sogenannten Postabdomens, vielleicht auch die anliegenden Segmentalmuskeln. Die beiden folgenden Paare (n 16, n 17) wenden sich nach hinten; das 3. versorgt die zwischen dem Postabdomen und dem 9. Segment ausgespannten Segmentalmuskeln, das 4. die Retraktormuskeln des 11. und 12. Segmentes. Die beiden hintersten Paare (n 18, n 19) sind genau nach hinten gerichtet und verlaufen eine Strecke weit einander genau parallel. Das 5. Paar, welches außenseitlich liegt, innerviert die Rotatormuskeln des Flagellums (um nur die hauptsächlichsten zu nennen), das 6., welches zunächst wie auch das 5., noch ventral vom Rektum gelegen ist, wendet sich dann nach dem Rücken zu, um dorsal vom Rektum in das Flagellum einzuziehen; nicht weit hinter seiner Wurzel gibt es je einen Seitennerven an die Retraktoren des ausstülpbaren Anus (n 19 a) ab.[1]

Diese Darstellung des Verlaufes der hinteren Nervenpaare des Opisthosoma weicht etwas von derjenigen ab, die uns Blanchard hinterlassen hat; ich fand einen gleichen Verlauf, den ich hier für *Thelyphonus caudatus* schilderte, auch bei *Tetrabalius seticauda, Mastigoproctus proscorpio* und *Typopeltis amurensis* (Tarn.).[2]

Hervorzuheben ist noch, daß das metasomale Ganglion dorsal von einer der beiden (jedesmal der gerade median gelegenen) großen Stinkdrüsen gelagert ist, und daß die Nerven

[1] Die Stinkdrüsen werden wahrscheinlich auch von einem der metasomalen Nerven innerviert, doch kann ich darüber ebensowenig etwas Genaueres aussagen, wie über die Innervierung der übrigen visceralen Organe des Hinterleibes.

[2] In welcher Weise die einzelnen Nerven des 1.—9. Segmentes deren Rücken- und Seitenmuskulatur innervieren, habe ich nicht näher feststellen können, jedoch ist soviel sicher, daß sie unterhalb der Hypodermis sich zunächst lateral und dann dorsal wenden; fraglich ist aber, ob sie dorsal noch ihre Segmentzugehörigkeit erkennen lassen.

der einen Seite über dieselbe hinweg, die der anderen Seite aber unter der seitlich gelegenen, d. h. also zwischen den sich an dieser Stelle berührenden Stinkdrüsen hindurch, zu den ventralen Muskeln ziehen.

Aus der Art und Weise, wie die letztbeschriebenen Nerven die Muskeln des Körperhinterendes innervieren, ergibt sich, daß sie nicht der Reihe nach zum 8.—12. Segment und dem Telson gehören, da ja das 4. Paar sowohl die Muskeln des 10., wie auch des 11. Hinterleibsringes versorgt. Vielleicht stellen sie aber doch die ursprünglichen segmentalen Nerven dar, welche erst sekundär eine Verlagerung erfahren haben.

Schizopeltidia. *Trithyreus cambridgei* teilt mit den *Thelyphoniden* den Besitz eines Hinterleibsganglions, welches aber im Gegensatz zu jenen Formen im 2. mesosomalen Segment dorsal vom Uterus gelegen ist. Die Gestalt des Ganglions ist länglich und nicht so sehr flach gedrückt, wie es bei jenen der Fall ist (cf. Textfig. 30 und 76, 77 opg). Mit dem Unterschlundganglion ist es durch 2 kurze, relativ dicke und dicht nebeneinander liegende Kommissuren verbunden (Textfig. 30 und 75 comr). Seitlich von diesen Kommissuren sah ich vom Unterschlundganglion jederseits einen kräftigen Nervenstrang abgehen, welcher wahrscheinlich in den Hinterleib übergeht und den seitlichen Nerven der vorderen Hinterleibsringe der *Thelyphoniden* gleichzustellen sein dürfte (opnl, Textfig. 30 und 75). Weiter strahlen vom Hinterende des Hinterleibsganglions 2 Nervenpaare nach hinten aus, deren genauerer Verlauf leider auch nicht festgestellt werden konnte.

Es würde sehr interessant sein, diese summarisch geschilderten Verhältnisse auf Grund eines reicheren Materials spezieller klarzulegen, damit ein genauerer Vergleich zwischen den Nerven des Opisthosoma der *Holo-* und *Schizopeltidia* ermöglicht wird.

Palpigradi. Das auch bei *Koenenia (mirabilis* und *wheeleri)* vorhandene, zuerst von Rucker beschriebene, aber schon vorher unabhängig auch von mir aufgefundene Hinterleibsganglion liegt, wie bei *Trithyreus*, im Genitalsegment dorsal vom Uterus und zeigt eine ähnliche Gestalt (Textfig. 31, 92—95, opg). Zum Unterschiede von jenem ist es aber nicht vom Unterschlundganglion getrennt, sondern geht kontinuierlich in das letztere über. Von seinem Hinterende sah ich ähnlich wie bei *Trithyreus* 2 Nervenpaare abgehen, deren Verlauf sich jedoch nicht ermitteln ließ.

Amblypygi. Der Verlauf der Hinterleibsnerven ist bei den *Tarantuliden* leichter zu entziffern als derjenige der *Thelyphoniden.* Auch hier können wir die Nerven der vorderen Segmente an ihrem Ursprung leicht von denen der hinteren Segmente unterscheiden. Da die *Tarantuliden* kein Hinterleibsganglion mehr besitzen, so beginnen sämtliche Nerven des Opisthosoma hinten am Unterschlundganglion (Taf. I, Fig, 2 und Textfig. 32). Dieses verjüngt sich nach hinten zu gewissermaßen und gabelt sich zunächst in 1 mittleren und 2 seitliche Äste. Die seitlichen (n 8—11) gabeln sich vor ihrem Eintritt in den Hinterleib abermals, und der eine, äußere Zweig (n 8—9) innerviert den 2. und vielleicht auch den 3., der innere, hintere Zweig (n 9—11) den 3., 4. und 5. Hinterleibsring. An der Basis der Wurzel der beiden Seitenäste entspringt außerdem noch ein feiner Nerv (n 7), welcher dem des 1. mesosomalen Segmentes der *Thelyphoniden* entsprechen dürfte.

Der mittlere Ast (n 12—18) setzt sich eine Strecke weit ungeteilt in den Hinterleib fort, etwa bis ins 3. Segment, ohne jedoch ein Ganglion zu bilden. Er verjüngt sich caudalwärts allmählich und beginnt etwa im 3. Segment jederseits einen Seitennerven (n 12)

abzugeben, der dem 6. Hinterleibssegmente angehört. Weiterhin wiederholt sich diese Gabelung, und wir zählen 6 Nervenpaare, welche das 7. bis 12. Segment versorgen und nach hinten, entsprechend der geringen Grösse der letzten Körperringe, bedeutend an Größe abnehmen (Textfig. 32, n 16—18). Das 12. Nervenpaar bildet gleichzeitig das gablige Ende des vorher äußerlich einheitlichen Mittelstranges.

d. Zusammenfassung.

Da ich aus verschiedenen Gründen keine Untersuchungen über den histologischen Bau der prosomalen Ganglienmasse der *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* angestellt habe, so vermag ich leider auch nichts Näheres über die Segmentzugehörigkeit einiger der oben beschriebenen Nerven zu sagen, obgleich gerade dies Moment von besonderem Interesse gewesen wäre. Die Klarlegung dieser Fragen muß daher zukünftigen, spezielleren Arbeiten überlassen bleiben, und ich will mich hier darauf beschränken, die Hauptresultate meiner Beobachtungen nochmals kurz zusammenzufassen, sowie auch die neuerdings von Pocock (53) über das opisthosomale Nervensystem der Pedipalpen ausgesprochenen Ansichten zu widerlegen.

Das Oberschlundganglion, welches Proto- und Deuterocephalon umfaßt, entsendet im Höchstfalle: 2 Augennervenpaare, 1 laterales für die Seiten-, 1 medianes für die Medianaugen; mehrere Pharyngealnerven an die labropharyngeale Muskulatur nach vorne; 1 Paar zarter sympatischer (?) Nerven nach hinten an den prosomalen Mitteldarm; und die beiden Chelicerennerven. Lappenbildungen des Gehirnes sind äußerlich nur bei *Koenenia (mirabilis)* zu erkennen. Die außerordentliche relative Größe des Oberschlundganglions der letztgenannten Form ruft unwillkürlich den Gedanken an die Fixierung eines embryonalen, resp. larvalen Charakters des Zentralnervensystems bei den *Palpigraden* wach.

Das Unterschlundganglion ist bei den verschiedenen Pedipalpen sehr verschiedenwertig. Bei den *Thelyphoniden* umfaßt es offenbar außer den Ganglien des 2.—6. prosomalen Segmentes noch die der ersten sieben Hinterleibsringe.[1] Ob dies auch für die *Tartariden* (*Trithyreus*) und *Palpigraden* zutrifft, konnte nicht festgestellt werden, sicher ist aber, daß auch bei diesen Formen nur ein Teil der opisthosomalen Ganglien mit dem eigentlichen Unterschlundganglion verschmolzen ist. Bei den *Tarantuliden* stellt aber das suboesophageale Ganglion, genau wie bei den *Araneen*, die Summe aller Ganglienpaare des 2. prosomalen bis 12. opisthosomalen Segmentes dar.

Von prosomalen Nerven des „Unterschlundganglions" sind stets die bekannten 5 Hauptnervenpaare des 2.—6. Extremitätenpaares zu verzeichnen, welche bei den größeren Formen schon an der Basis Zweignerven abgeben, die z. B. bei *Limulus* und dem *Scorpion* mit verschiedenen Namen belegt worden sind. Von diesen sind die Gnathocoxitnerven der 2. Extremität und das hintere (innere) dorsale Wurzelzweignervenpaar des letzten (6.) prosomalen Hauptnervenpaares besonders bemerkenswert. Ferner verdient das Vorkommen einer Anastomose zwischen je 2 dorsalen Wurzelzweignerven der 4 (5?) letzten prosomalen Hauptnervenpaare bei den *Tarantuliden* hervorgehoben zu werden. Ein in seiner Bedeutung noch nicht aufgeklärter zarter Nerv geht seitlich von der breiten circumoesophagealen Kommissur vom Unterschlundganglion in dorsaler Richtung ab; er wird

[1] Man vergleiche die entsprechende Mitteilung von A. Strubell (63).

von einigen Forschern für „sympatisch" gehalten und findet sich auch bei manchen anderen Arachniden. Zwei zarte Nervenpaare innervieren endlich die Coxaldrüsen (bei *Thelyphoniden* und *Tarantuliden*); sie entspringen auf der dorsalen Fläche des Unterschlundganglions, ihre Segmentzugehörigkeit ist aber noch nicht ermittelt worden.

Das Opisthosoma enthält entweder noch ein eigenes Ganglion oder es entbehrt derselben vollständig. Sein höchstens in der Einzahl vorhandenes Ganglion liegt bei *Thelyphoniden* etwa an der Grenze des 8. und 9. Segmentes, bei *Schizonotiden* und *Koenenien* im Genitalsegment, und ist bei den beiden erstgenannten Formen durch eine Kommissur, bei *Koenenia* unmittelbar mit dem prosomalen Unterschlundganglion verbunden. Die *Tarantuliden* haben kein opisthosomales Ganglion mehr, und sie stellen zweifellos bezüglich des Nervensystems die am meisten abgeleiteten, resp. im Sinne der Konzentration der Ganglien höchstentwickelten Pedipalpen dar, indem sie gleichzeitig zu den echten *Araneen* überleiten. *Trithyreus* und *Koenenia* vermitteln ihrerseits zwischen *Thelyphonen* und *Tarantuliden*. —

Die bis heute allgemein herrschende Ansicht, daß **Thelyphonus** infolge des Besitzes eines Hinterleibsganglions im Bau des Nervensystems urspünglicher sei als die *Tarantuliden*, hat nun in jüngster Zeit R. J. Pocock (53) fallen lassen. Er stützt sich dabei auf die verschiedenartige Innervierung der vorderen und hinteren Segmente des Hinterleibes und sagt, daß „in the Thelyphonidae it seems clear that the innervation of the flexible posterior end of the opisthosoma is the sole function of the median cord. If these organs were suppressed, the nervecord (Hinterleibsganglion samt seiner Kommissur) would become useless and might cease to be developped. The whole of the sternal surface of the opisthosoma would then receive its nervous supply from the cords I have above described (den Seitennerven), which would certainly be taken for the primitive median cord, although they would in reality represent merely its original laterally and metamerically diverging threads."

Es ist nicht schwer, diese Auffassung zu widerlegen, da sie lediglich auf einem Mißverständnis der beiden seitlichen Nervenstränge beruht, welche bei *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* die vorderen Hinterleibssegmente innervieren. Um diese richtig zu verstehen, gehen wir am besten von dem denkbar einfachsten Verhältnis des opisthosomalen Nervensystems, dessen Rekonstruktion uns die Embryologie[1] ja sehr leicht macht, aus. Alle Hinterleibsringe haben noch ihr eigenes Ganglion, die unter einander und mit dem bereits einheitlichen Unterschlundganglion durch Längskommissuren verbunden sind und deren jedes einen Nerven für das ihm zukommente Segment abgibt (Textfig. 33). Während der Entwicklung rücken nun bei den *Thelyphoniden* die 7 vorderen Ganglien des Hinterleibes nach vorn und verschmelzen mit dem Unterschlundganglion; ebenso sind die hinteren 5 (?) Ganglien mit einander verwachsen. Und wie nun die Nervenpaare der hinteren 5 Ringe des Opisthosoma und des Flagellums von diesem hinteren Ganglienknoten abgehen, so entspringen schließlich diejenigen der 7 vorderen Hinterleibssegmente am Hinterende des aus der Verschmelzung ihrer Ganglien mit dem ursprünglichen Unterschlundganglion entstandenen suboesophagealen Nervenzentrums des Prosoma (Textfig. 34), während gleichzeitig die Längskommissur, welche ursprünglich das 7. und 8. Hinterleibsganglion verband, naturgemäß in die Länge wuchs. Daß es nun weiter leicht zur Bildung eines scheinbar einheitlichen seitlichen Nervenstranges, der die ersten

[1] Man vergleiche außer dem Lehrbuch von Korschelt und Heider (spezieller Teil, 2. Heft) die neueren Arbeiten von Brauer (17), Barrois (2), Strubell (63), Gough (24) etc.

7 Hinterleibsringe innerviert, kommen konnte, liegt wohl auf der Hand, aber nicht nur die bilaterale Asymmetrie, sondern auch die oben erwähnte Variation in der Verästelung dieser seitlichen Nervenstränge beweisen uns deren sekundäre Natur.

Bei den *Tarantuliden* verbleibt dagegen während der Entwicklung kein einziges Ganglion im Hinterleib und alle opisthosomalen Nervenpaare gehen vom prosomalen suboesophagealen Nervenzentrum ab (Textfig. 35). Während sich aber bei den *Thelyphoniden* durch

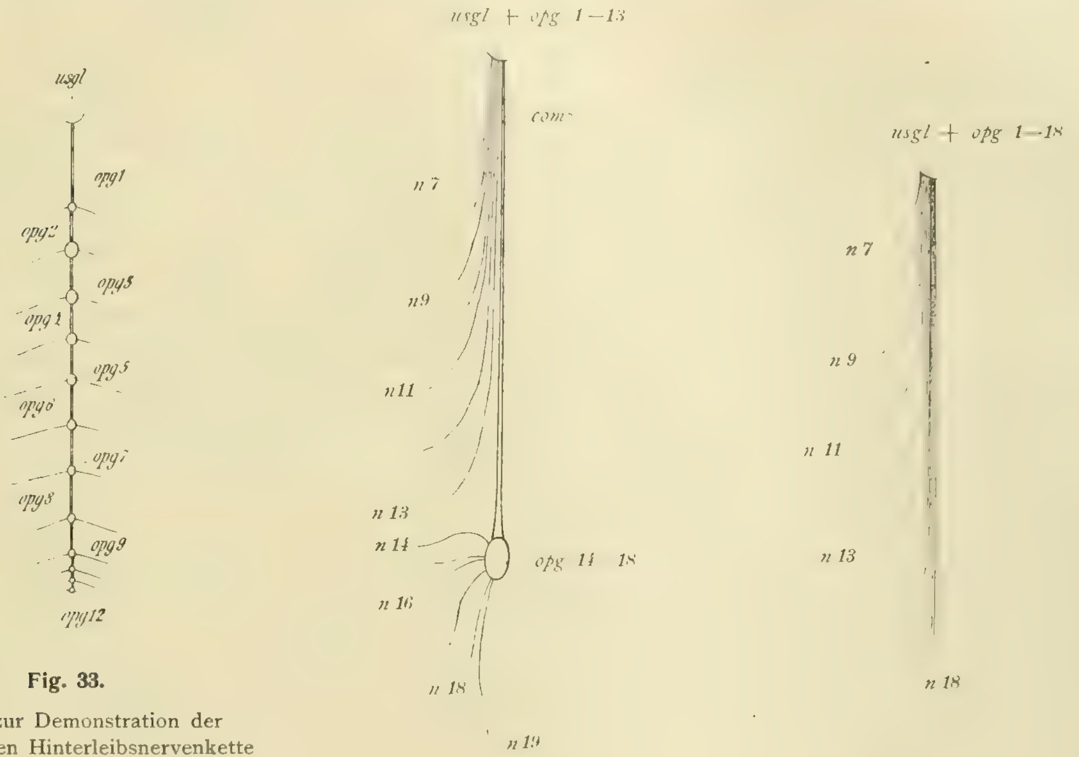


Fig. 33.

Schema zur Demonstration der ursprünglichen Hinterleibsnervenkette eines lipoctenen Arachnids (schließt sich an die bei Pedipalpen-Embryonen gefundenen Verhältnisse an, im übrigen konstruiert); die Ganglienpaare sind zu je einem Ganglion verschmolzen.

Fig. 34.

Schema zur Demonstration der ursprünglichen Lagerung der Hinterleibsnerven eines *Thelyphoniden*; opg 1—13 sind mit usgl, opg 14—18 unter sich verschmolzen.

Fig. 35.

Schema der ursprünglichen Lagerung der Hinterleibsnerven einer *Tarantulide*; alle opg (1—18) sind mit dem usgl verwachsen.

das Erhaltenbleiben jenes Ganglienknotens im Hinterleib naturgemäß die 7 ersten Nervenpaare des letzteren zu der seitlichen Nervenkette zusammenlegten, gruppierten sich bei den *Tarantuliden* die ersten 5 Paare zu je einer seitlichen, die folgenden 7 Paare zu einer medianen Nervenkette an einander. Bei den *Araneen* (*Aviculariidae*) kam es dagegen zu der Bildung eines bilateral mehr oder weniger symmetrischen opisthosomalen Nervensystemes, indem alle Fasern desselben sich in 2 lateralen Stämmen anordneten.[1]

Trotz Pococks Gegenversuch bleibt mithin die bisherige Auffassung der phylogenetischen Bedeutung des Nervensystems der *Thelyphoniden* (und *Schizonotiden*, *Koenenien*) zu Recht bestehen.

[1] Anmerkung. Die bei den *Pedipalpen* deutlich ausgeprägte Trennung in der Innervierung der vorderen und hinteren Hinterleibssegmente gibt uns, wie ich annehmen möchte, den Schlüssel zum Verständnis der Entstehungsweise des eigenartigen Baues des opisthosomalen Nervensystemes der *Opiliones*. Auch bei diesen Formen müssen wir ein Paar

VIII. Das Darmsystem.

Das Darmsystem der Pedipalpen zeigt uns den typischen Bau, wie wir ihn bei den Arachniden anzutreffen gewohnt sind. Im spezielleren bietet es uns Verhältnisse, wie sie sehr ähnlich bei den *Araneen* zu finden sind, eine Tatsache, die bei der nahen Verwandschaft beider Ordnungen wohl nicht überrascht, und wie in so vielen anderen Punkten bilden namentlich wieder die *Tarantuliden* das zwischen beiden vermittelnde Glied. Ektodermaler Vorderdarm, entodermaler Mitteldarm und wieder ein ektodermaler Enddarm setzen die Hauptabschnitte des Darmtraktus dieser Arachniden, wie ja bekanntlich auch anderer Arthropoden, zusammen. Die sogenannten Malpighischen Gefäße münden an der Übergangsstelle zwischen Mittel- und Enddarm, der opisthosomale Mitteldarm bildet die zahlreichen Chyluslappen, die unter dem unrichtigen Terminus der „Leber" allgemein bekannt sind, der prosomale Mitteldarm ein oder mehrere Divertikel, welche als Saugmagen fungieren und, nach Bertkau (8, 9) u. a. auch Verdauungssekrete liefern dürften. Der Vorderdarm, der in seiner ganzen Ausdehnung mehr oder weniger stark chitinisiert ist, zerfällt seinerseits in eine äußere Mundhöhle (Pharyngealhöhle), die bei den *Tarantuliden* fehlt und bei den geschwänzten Pedipalpen an der Bildung des folgenden Abschnittes, des praecerebralen Saugapparates, teilnimmt; dann folgt der enge, das Zentralnervensystem durchbohrende Oesophagus und schließlich die, besonders bei *Tarantuliden* stark entwickelte „postcerebrale Schlundpumpe", welche bei *Thelyphoniden* und (?) *Schizonotiden* fast ganz rückgebildet worden ist.

Da bekanntermaßen die Hüftglieder des 2. Extremitätenpaares (mit Ausschluß von *Koenenia* und dem fossilen *Sternarthron* Haase) in Beziehung zur Bildung des Mundes getreten sind, wird der Bau desselben manchmal ziemlich kompliziert, und es hat lange gedauert, bis die erste richtige Beschreibung der Mundbildung der Pedipalpen (*Thelyphoniden* und *Tarantuliden*) Eigentum der zoologischen Literatur geworden ist. Dieselbe verdanken wir R. J. Pocock; doch darf ich wohl bemerken, daß mir alle von ihm gemachten Angaben bereits vor dem Erscheinen seines verdienstvollen Aufsatzes bekannt waren, und auch die Zeichnungen, welche sich auf dies Organ beziehen, sämtlich fertiggestellt waren. Pococks Darstellung deckt sich fast ganz mit der, welche ich zu geben beabsichtigte, sodaß ich seine Worte vielfach zitieren kann. Ich bin erfreut, daß dieser Autor bereits die unrichtigen Angaben von Laurie (41) und Bernard (5) kritisiert hat, auf welche ich deshalb nicht abermals einzugehen brauche.

Neue Tatsachen bringt meine Darstellung daher nur noch mit Bezug auf die *Schizopeltidia* und auf einige unwesentliche Punkte in der Mundbildung der anderen Pedipalpen, von denen ich einige schon früher bekannt gemacht habe (14).

Hinsichtlich des Mittel- und Enddarmes vermag ich aber noch verschiedene Berichtigungen und Zusätze zu den Angaben älterer Autoren und auch denen Pococks zu geben.

seitlicher (und zugleich vorderer) und ein Paar (resp. einen verschmolzenen) medianer (und zugleich hinterer) Nervenstränge unterscheiden. Während die mittleren wohl primär von Ganglienzellen begleitet werden, dürfte dies bei den seitlichen ein sekundäres Verhalten darstellen. Entgegen der von Loman (76) in seiner neuen verdienstvollen Arbeit ausgesprochenen Ansicht möchte ich aber glauben, daß die opisthosomale Nervenkette der *Laniatores* ursprünglicher ist als die der *Palpatores*. Die Bildung elliptischer, abgeschlossener Ganglien an den einzelnen Nerven und gar die Paarigkeit des Ganglions der mittleren (hinteren) Nervengruppe erscheint mir als die phylogenetisch jüngere Gestalt der aus dem Verbande des Unterschlundganglions wieder losgelösten Centren. So würde sich auch leicht die Paarigkeit dieser Ganglien erklären.

I. Der Mund, die ihn umschließenden Organe und der ektodermale Vorderdarm.

Es sei hier zunächst die eigentliche Mundbildung, der Bau des Labrums (Camarostome), der als Kauladen fungierenden Coxalteile des 2. Extremitätenpaares (die bei *Koenenia* fehlen), der äußeren Mundhöhle, die bei den *Tarantuliden* nicht entwickelt ist infolge der (sekundären?) gegenseitigen Unabhängigkeit der besagten Coxen und des bei *Thelyphoniden* und *Koenenia* ausgebildeten labialen Sternums geschildert.

a. Die Bildung des Mundes (bis zum Eingang in den eigentlichen Pharynx).

Die einfachste Mundbildung treffen wir unter den Pedipalpen bekanntermaßen bei den ***Palpigraden*** an. Die Arbeiten von Grassi, Hansen und Sörensen, und Miss Rucker haben uns den Bau des Mundes bei *Koenenia* kennen gelehrt. Ich selbst (11) konnte nur einige ganz unwesentliche Zusätze zum feineren äußeren Bau des Mundhügels der *Koenenia mirabilis*, die morphologische Deutung des „Hypostoma" von Hansen und Sörensen als „labiales Prosternum", sowie die Angabe vom Vorhandensein der oberen und unteren Pharynxlamelle, welche die „äußere Mundhöhle" begrenzen, bringen (12).

Die Mundöffnung befindet sich bei *Koenenia* auf einem frei zwischen den Grundgliedern der beiden ersten Extremitätenpaare hervorragenden „Mundhügel", welcher vom Labrum (Oberlippe) und dem labialen Prosternum, die seitlich in ihrer basalen Hälfte etwa mit einander verwachsen sind, gebildet wird, ähnlich wie das „Rostrum" der *Solifugen*. Ein breiter, bei *Koenenia mirabilis* von 5 Barthaaren jederseits überhangener Querspalt stellt die eigentliche äußere Öffnung des Mundes dar, die zunächst in einen flachen, nach innen etwas aufsteigenden und sich stark verschmälernden Raum führt, der oben und unten von 2 zarten, zum Teil gefalteten Lamellen, den beiden sogenannten Pharynxlamellen oder Gaumenleisten, bedeckt wird und äußere Mundhöhle genannt worden ist. Dieselbe geht innen unmittelbar in den engen, vierkantigen Pharynx über, dessen vorderstes Ende die „innere" Mundöffnung ist. Die Coxen der 2. Extremität sind frei und ohne Kauladen, sodaß keinerlei Komplikation im Bau des Mundes eintritt (Taf. IV, Fig. 42. 43, Textfig. 81).

Dies ist nun tatsächlich bei den ***Uropygen*** der Fall, von denen in gewisser Hinsicht die *Schizonotiden* ursprünglichere Verhältnisse zeigen wie die *Thelyphoniden*, die im allgemeinen aber eine recht ähnliche Mundbildung aufweisen.

Taf. IV, Fig. 44 zeigt uns die Ansicht der Oberlippe und der mit ihr verwachsenen Coxen des 2. Extremitätenpaares von ***Trithyreus cambridgei*** (Thor.), und zwar von der Ober-(Vorder-) Seite. Das Labrum ist langgestreckt und endwärts in charakteristischer Weise oben und an der Seite mit Haaren besetzt; in seiner hinteren Hälfte ist es mit der Innenfläche der besagten Coxen längs der Linie x verwachsen, während es vorn frei in die zwischen jenen Hüftgliedern vorhandene Rinne hineinragt und direkt mit der seine untere Wand bildenden „oberen Pharynxlamelle" in Verbindung steht. Diese ist, wie bei den *Thelyphoniden*, durch eine Serie zum Teil sehr langer, feiner und dicht stehender Haare ausgezeichnet, die das Vorderende des Labrums überragen und in der aus Taf. V, Fig. 51 ersichtlichen Weise angeordnet sind; sie dienen nach Ansicht verschiedener Autoren bei der Nahrungsaufnahme als eine Art Sieb. Gegenüber dieser oberen liegt die „untere" Gaumenplatte, jener im Ganzen ähnlich gestaltet, jedoch mit einer medianen, das vordere Ende der Ober-

lippe nicht erreichenden Rinne (Taf. V, Fig. 51, phgr) und einem sehr regelmäßig, in dichten Querreihen angeordneten Besatz feiner, nach vorn gerichteter, unbeweglicher Spitzhaare versehen. Die „Pharyngealrinne" verbreitert und verflacht sich hinten, und die sie tragende Gaumenplatte geht nach Überschreitung eines mit dem labrocoxalen Verwachsungsrande (z) verbundenen niedrigen Querdammes (phd) in die untere Fläche des eigentlichen Pharynx (uphl 1) über. Die hintere Verlängerung der oberen Pharynxlamelle bildet die obere Fläche des letzteren, genau so wie bei *Koenenia* und den *Thelyphoniden*.

Die Hüftglieder des 2. Extremitätenpaares berühren sich in der Medianlinie und sind derartig mit einander, resp. mit dem Labrum und Teilen der äußeren Mundhöhle verwachsen, daß keine Trennungswand mehr zwischen ihnen existiert und nur noch ihre vorderen Fortsätze, die Gnathocoxite, hohlkörperartig gegenseitig abgeschlossen sind (Taf. IV, Fig. 44, cxp). Diese sind mit zahlreichen verschiedenartigen Haaren besetzt, deren genauere Beschreibung Werken systematischen Inhaltes überlassen bleiben muß. Auf ihrer Innenfläche ist das Chitin zart, ähnlich wie bei den anderen Pedipalpen, und es ist sehr wahrscheinlich, daß hier die bei den *Araneen* verbreiteten „Maxillardrüsen" entwickelt sind, deren Vorkommen bei den *Tarantuliden* ziemlich unzweifelhaft ist, während ich bei den *Thelyphoniden* noch kein sicheres Resultat darüber habe verzeichnen können. Vielleicht dienen aber manche jener Haargruppen des Gnathocoxits (= Coxopodits) auch der Geschmacksempfindung.

In dem größten Teile ihrer Länge stoßen die Hüften auf ihrer Hinter- (Unter-)seite unmittelbar aneinander, kurz vor Beginn der Coxopodite divergieren ihre Grenzlinien aber ein wenig, und wir bemerken eine zarte Haut (lbm), welche zwischen ihnen ausgespannt ist, an deren Ende einige lange feine Haare ansitzen, und welche innen (d. h. oben, resp. vorn) seitlich in die weiche Haut des Coxopodits und hinten in die untere Gaumenplatte übergeht. In dieser Haut liegt ventral der letzte Rest eines labialen Deutosternums bei den *Thelyphoniden*, und wir können sie deshalb auch hier als das weichhäutige Überbleibsel jenes Gebildes auffassen, welches aber die Bezeichnung eines Sternums nicht mehr verdient.

Wie ich früher schon mitteilte, sind die Coxen selbst auf ihrer Aussenseite noch vollständig geschlossen, doch sind sie im übrigen denen der *Thelyphoniden* ähnlich, indem sie ebenfalls lange Apodeme, die in ihrem basalen Teil mit dem labralen Apodem (apd. lbr) verwachsen sind, aufweisen, deren Bau aus Fig. 44, Taf. IV zu ersehen ist. Erwähnen möchte ich noch eine entoskeletale Leiste, welche vom inneren (vorderen) Condylus des Coxotrochanteralgelenkes bis in die Coxalapodeme hinein auch im Oberflächenbilde zu verfolgen ist (Taf. IV, Fig. 44 cl); es ist die eine der bekannten, auch bei anderen Arthropoden verbreiteten „Coxalleisten".

Die **Thelyphoniden** weichen im Bau der Mundteile, abgesehen von der verschiedenen Gestalt der Coxen, Coxopodite und des Labrums vornehmlich dadurch von den *Schizonotiden* ab, daß bei ihnen die Coxen dorsolateral nicht mehr geschlossen sind (cf. Fig. 8, 9 u. 45, Taf. II, IV), daß noch der Rest eines echten labialen Deutosternums vorkommt und ferner keine Rinne in der unteren Gaumenleiste entwickelt ist.

Die Allgemeingestalt des Labrums der *Thelyphonen* erinnert sehr an die, welche wir bei den *Schizonotiden* kennen lernten. Pocock schreibt: „The camarostome is large, broad in its basal half, narrowed and depressed at the apex, and wedged in between the coxae of the chelae (2. Extremitätenpaar). Its dorsal wall consists posteriorly of a chitinous plate,

socalled clypeus (Taf. II, V, Fig. 9, 50, cly), which is laterally hinged on each side, as already stated, to the adjacend edge of the coxa, and is continuous posteriorly with the membrane, that forms the anterior boundary of the prosoma.“ „Beyond its point of union with the coxae, the camarostome is a free, membranous, or weakly chitinized hairy lobe. Distally, it is compressed and descends between the coxae, overhanging the mouth and forming a flexible upper lip, hairy in the middle, and encircled laterally and below with a fringe of close-set, perhaps sensory hairs, which no doubt act also as a mechanical sieve, as Bernard says, to strain the solid from the liquid elements of the food (cf. Taf. V, Fig. 49, Textfig. 35 a, sbh).“ Die Unterseite des Labrums wird auch hier wieder vôn der oberen Gaumenplatte gebildet, welcher die untere gegenüberliegt. Letztere ist ebenfalls durch lange, steife, nach vorn gerichtete und in dichten Querreihen angeordnete Spitzhaare ausgezeichnet, es fehlt ihr aber, wie bereits gesagt wurde, die Pharyngealrinne. Die gegenseitigen Lagerungsverhältnisse und Beziehungen der Gaumenplatten zum vordersten Teil des eigentlichen Pharynx sind die gleichen wie bei *Trithyreus* und zudem aus Taf. IV, V, Fig. 47, 49 und Textfig. 35a ersichtlich. Die nach oben stark konkave untere ist auch hier seitlich fest mit den Innenflächen der Coxen des 2. Extremitätenpaares verwachsen (Taf. V, Fig. 49 und 50, uphl), sie deshalb aber als einen Teil derselben anzusprechen, wie Pocock es getan hat, scheint mir, wie ich weiter unten noch auseinandersetzen werde, nicht berechtigt zu sein. In ihrem hinteren Teile ist sie durch eine zarte Verbindungshaut mit der oberen Gaumenplatte verbunden, wie es schon Pocock angegeben hat, und eine flache Querleiste (Taf. V, Fig. 49, 50 und Textfig. 35 a, phd) trennt sie in genau der gleichen Weise wie bei *Trithyreus* von der unteren Pharynxspange (uphl 1), deren vordere Verlängerung sie ist. Wie Pocock annimmt, befindet sich bei jener Leiste die eigentliche Mundöffnung, die jener der *Scorpione* und *Tarantuliden* gleichzusetzen ist.

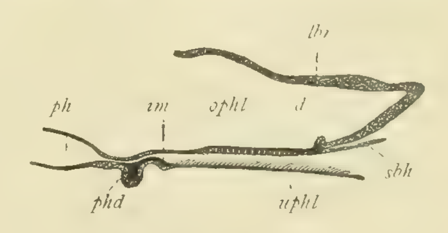


Fig. 35 a.

Thelyphonus caudatus (L.).

Schematisierter Längsschnitt durch die äußere Mundhöhle, nur die Chitinteile sind gezeichnet. Man erkennt, daß die obere Gaumenplatte (ophl) direkt mit der Oberlippe (lbr) in Verbindung steht und von ihr nur durch einen niedrigen Wulst (d) getrennt wird, ähnlich wie die untere Gaumenplatte (uphl) von der unteren Pharynxspange durch den Damm phd. im bezeichnet die innere Mundöffnung, sbh sind lange, gewimperte Haare, die am Vorderrande der ophl sitzen und als eine Art Sieb fungieren; ophl ist von faserigem, von Porenkanälen durchsetztem Chitin und nur mit feinen Härchen besetzt, die auf uphl sehr kräftig sind; punktiert ist das lamellöse Chitin, schwarz dessen spröde, äußere Schicht gehalten, die an den Stellen d und phd sehr dick wird.

Ein Blick auf Taf. II u. IV, Fig. 9, 44 u. 45, klärt uns über die Übereinstimmungen und Verschiedenheiten, die im Bau der Coxen des 2. Extremitätenpaares zwischen *Thelyphoniden* und *Schizonotiden* ausgeprägt sind, auf. Das weichhäutige, mit zahlreichen verschiedenartigen Haaren besetzte, vorn und zu den Seiten des Labrums befindliche und meist mehr oder minder unpigmentierte Feld (sh), die bald spitzere, bald stumpfere Gestalt der Coxopodite (cxp) und die relativ große Breite des eigentlichen Hüftkörpers bieten besonders auffällige Unterschiede den *Schizonotiden* gegenüber. Wichtig ist dann ferner die bereits oben erwähnte Tatsache, daß die Hüften bei den *Thelyphoniden*, wie übrigens auch bei den *Tarantuliden*, dorsolateral nicht mehr geschlossen sind, d. h. daß ihre Hartteile in einen inneren dorsalen (vorderen) (co. vw) und einen seitlichen und hinteren (ventralen) Abschnitt (co. hw) getrennt sind, welche an der Trennungsstelle durch arthrodiale Membran, unmittelbar dagegen

nur durch die Coxopodite verbunden sind. Auf der Unterseite stoßen die Hüften wie bei den *Sc*[illegible] in der Medianlinie zusammen und bilden miteinander ein Gelenk, welches nur eine sehr geringe Bewegung der Hüften nach Art eines Klappscharnieres erlauben dürfte, indem das Labrum zwischen ihnen zusammengedrückt wird (Pocock). Diese wird durch eine geeignete Chitinisierung des letzteren, resp. des „Clypeus" ermöglicht und durch den in Taf. IV, Fig. 45 dargestellten Coactor coxarum primi paris (Muskel No. 69) ausgeführt, der übrigens auch bei *Trithyreus* vorkommen dürfte. Auf der Oberseite erkennen wir wieder die bekannte „Hüftleiste", außerdem noch eine zweite Leiste vor jener, welche das weichhäutige Haarfeld des Coxopodits hinten abgrenzt und dann weiter mit der Naht zusammenfällt, welche die Coxa mit der unteren Gaumenplatte und dem Labrum bildet (Taf. II, IV, Fig. 9 und 45, n), die wir auch bei *Trithyreus* angedeutet finden (Taf. IV, Fig. 44). Die Gestalt des großen Labrocoxalapodemes (apd. lbr. + cx 1 ant.) ist nicht erheblich von der verschieden, welche wir bei *Trithyreus* antreffen. Endlich ist noch der bei vielen *Thelyphoniden* nachzuweisende Rest des labialen Deutosternums (st. II), von dem ich weiter oben schon sprach, zu vermerken; er findet sich nahe der vorderen Grenze der Verwachsungszone der beiden Coxen auf der Ventral(hinter)seite (Taf. IV, Fig. 47, Textfig. 5).

Wie die *Palpigraden* und *Uropygen*, so haben auch die **Amblypygen** eine Mundbildung, welche für sie spezifisch ist, was meiner Ansicht nach beweist, daß der in mancher Beziehung allerdings eigenartige Mund von *Koenenia* keinen stichhaltigen Grund dafür abgeben kann, diese Form von den übrigen Pedipalpen als Ordnung abzutrennen. Die Übereinstimmungen zwischen *Uro-* und *Amblypygen* beschränken sich auf die Ausbildung typischer Coxopodite mit einem innenseitigen, weichhäutigen Haarfelde, eines labralen und vorderer Coxalapodeme, sowie die dorsolaterale Durchschnürung des Hüftkörpers; letzteren fehlen dagegen die obere und untere Gaumenplatte, jeglicher Rest des labialen Deutosternums, und ihre Coxen (des 2. Extremitätenpaares) sind frei und nicht mit einander verwachsen, wie bei den *Uropygen*; ihre Oberlippe ist ganz abweichend gebaut und ihre Mundöffnung entspricht, wie Pocock richtig hervorgehoben hat, der „inneren" der geschwänzten Pedipalpen.

Das Labrum ist bei allen *Amblypygen* relativ klein und überhängt die Mundöffnung (Taf. IV, Fig. 48, lbr). Es zerfällt bisweilen (z. B. bei *Phrynichus bacillifer* [Gerst.], *Tarantula*-Arten etc.) in einen proximalen, runzlich gefalteten und einen distalen, abgerundeten und mehr oder minder stark behaarten, nur selten gleichfalls schwach gefalteten Abschnitt, die vielleicht den beiden, im spezielleren Clypeus und Labrum bezeichneten Teilen der *Thelyphonen*-Oberlippe entsprechen.

Unter dem Labrum liegt die Mundöffnung, welche direkt in den dreikantigen Pharynx führt, den wir nachher noch näher kennnen lernen werden und dessen vorderster Abschnitt nicht zu einer „äußeren Mundhöhle" differenziert ist. Dies hat seinen Grund offenbar in dem Freibleiben der Hüftglieder des 2. Extremitätenpaares und der relativ geringen Größe der Oberlippe.

Die fraglichen Hüften zeigen nur wenig Übereinstimmung mit den entsprechenden der *Thelyphonen*. Zwar finden wir leicht die gleiche „Coxalleiste" auf ihrer Ober(vorder)-seite (Taf. II, IV, Fig. 12, 46, cl), die vorderen Coxalapodeme (Taf. II, Fig. 12, apd. ant. 1) und die Durchschnürungsstelle des Hüftkörpers dorsolateral an seinem distalen Ende, aber die Gestalt der einzelnen Teile der Coxen ist recht abweichend. Die Apodeme

sind breit, relativ kurz, mit einem häutigen, unpigmentierten Saum versehen und gegenseitig nur an einer schmalen Stelle hinter dem Labrum durch das labrale Apodem (ap. sch.) miteinander verbunden. Die Figuren 11, 12, 46, Taf. II, IV veranschaulichen ihre bei einigen *Tarantuliden* auftretende Form, die nebenbei bemerkt nicht immer die gleiche ist, indem sie in unwesentlichen Punkten variiert. Das labrale Apodem (Taf. IV, Fig. 46, 48) nimmt zum Labrum eine erheblich andere Lage ein als bei den *Uropygen*. Zwar ist es mit seiner unteren Vorderecke fest mit diesem und auch den seitlich gelegenen Coxalapodemen verbunden (cf. Taf. II, IV, Fig. 11, 46), während es aber bei den *Uropygen* und den anderen Arachniden, bei denen es vorkommt, frei nach hinten in das Innere des Körpers vorragt, ohne unmittelbar mit der die beiden Cheliceren trennenden Scheidewand (Taf. IV, Fig. 48, ap. sch) zusammenzuhängen, ist letzteres gerade bei den *Amblypygen* der Fall und auch schon von Pocock dargestellt. Das labrale Apodem ist bisweilen namentlich an seiner Basis stärker chitinisiert, sein oberer Rand nach hinten absteigend, sein unterer einigermaßen wagerecht und mit 2 schmalen seitlichen Flügeln ausgestattet, von denen der Dilatator pharyngidis superior (Muskel No. 38) ausgeht.

Ventral stoßen die Coxen nur in ihrem hinteren Teile unmittelbar aneinander, ein Sternum, wie wir es in einem kleinen Rest noch bei *Thelyphonus* fanden und wie es allgemein den *Araneen* zukommt, fehlt ihrem Segmente; statt dessen hat bei ihnen bekanntermaßen das Tritosternum eine Art labialer Funktion übernommen (cf. Taf. II, IV, Fig. 12, 48, st. III).

Die Gnathocoxite laufen nicht so spitz aus wie bei den *Thelyphoniden*; ihre ganze Innenfläche ist bis an die Mundöffnung heran in der aus Taf. II, IV, Fig. 12, 46, 48 zu ersehenden Ausdehnung weichhäutig und in charakteristischer Weise mit verschiedenartigen Haaren und Porenkanälen besetzt, auf deren nähere Beschreibung ich mich hier nicht einlassen kann; übrigens lassen sich in der Anordnung jener Haare einige Beziehungen zu den *Thelyphoniden* nachweisen. Wichtig und von besonderem Interesse ist für uns nur eine eigentümliche, von Gaubert (23) mit einem von Mac Leod (43) für ähnliche Bildungen der *Scorpione* und *Opilionen* gebrauchten Terminus „Pseudotrachea“ genannte Differenzierung jenes weichhäutigen Coxalfeldes. Dieselbe liegt in „a sharply defined, elongate, pubescent area (Pocock)“, welche hinten bis an die Mundöffnung herangeht und sich hier mit jener der anderseitigen Coxa berührt (cf. Taf. IV, Fig. 48). Bei oberflächlicher Betrachtung sieht diese Area fein quergestreift aus, bei näherer Untersuchung erweist sich die scheinbare Querstreifung aber als eine zarte Pubeszierung; die feinen Haare sind in jenen Querreihen angeordnet und mit ihrer Spitze nach unten gerichtet. Die Länge der Area variiert bei den verschiedenen Formen, allen gemeinsam ist aber ein schmaler Längskanal (Taf. IV, Fig. 48, pstr), der an der Mundöffnung beginnt und ganz oder fast ganz bis zum distalen Ende der Area zu verfolgen ist. Die oben erwähnten Haare finden sich nur dorsal von diesem Kanal, unter ihm habe ich keine entdecken können (cf. den Schnitt Taf. III, Fig. 20). Direkt vor dem eigentlichen Munde kommunizieren die Kanäle der beiderseitigen Felder miteinander, sie sind es, welche Gaubert als „Pseudotrachea“ interpretiert hat. Ihr Integument ist von zahlreichen Porenkanälen durchsetzt und ihr Lumen oft mit feinen Konkrementen erfüllt, die an jene erinnern, welche Bertkau (9) bei der Oberlippen- und Maxillardrüse der *Araneen* beschrieben hat und welche durch jene Kanäle als Sekrete dort gelegener ein- oder mehrzelliger Hautdrüsen nach außen in die Pseudotrachea gelangt sein dürften. Von ihr erwähnt übrigens Pocock nichts.

Auf dem weichhäutigen Coxalfelde beobachtet man ferner ein verschieden gestaltetes, stark chitinisiertes Skelettstück; es liegt bald über (Taf. IV, Fig. 46, chn), bald unterhalb der Pseudotrachea (Taf. IV, Fig. 48) und dient, wie es Pocock schon angegeben hat, dem vorderen ventralen Apophysenmuskel des Entosternums zur Insertion (cf. pg. 34, 47, 49). Übrigens ist auch dieses von zahlreichen Porenkanälen durchsetzt, die sich bekanntlich sofort einzustellen pflegen, wenn das Chitin stark und fest wird.

b. Der übrige Teil des Vorderdarmes.

Wie schon eingangs gesagt worden ist, zerfällt der im Ganzen einheitliche Vorderdarm der Pedipalpen in 3 Abschnitte, von denen der dritte bei den geschwänzten Formen der Ordnung stark rudimentär geworden ist: die prae- und postcerebrale Schlundpumpe und der zwischen beiden gelegene, das Zentralnervensystem durchbohrende Oesophagus, der morphologisch hauptsächlich nur durch den Mangel der jenen eigentümlichen Muskulatur charakterisiert ist.

Die Chitinspangen des Vorderdarmes sind bei den Pedipalpen in verschiedener Zahl und Ausbildung vorhanden. Besonders leicht können wir uns bei den *Thelyphoniden* und *Tarantuliden*, auf Totalpräparaten wie auf Schnitten, von einer dorsalen Spange überzeugen, die bei ersteren die hintere Verlängerung der oberen Gaumenplatte darstellt, bei den letzteren nach vorn bis an die eigentliche Mundöffnung zu verfolgen ist und auch bei *Koenenia* als dasselbe morphologische Gebilde erscheint wie bei *Thelyphoniden* und *Schizonotiden* (cf. Taf. IV, Fig. 43, 45, Textfig. 22, 35 a). Bei diesen verschmälert sie sich hinter der „inneren Mundöffnung" allmählich bis zum Vorderende des mittleren Pharyngealabschnittes, um nach Passierung des Gehirnes wieder etwas an Breite zuzunehmen, und ist sie im Bereich der praecerebralen Saugpumpe flach oder (vom Darmlumen aus gesehen) convex, so ist sie hinter ihr vielmehr rinnenförmig concav. Bei den *Amblypygen* und *Koenenia* ist die obere Pharynxspange in ihrem vorderen Teile ziemlich von gleicher Breite, dann tritt eine unbedeutende Verschmälerung ein, und während man weiter nach hinten zu bei *Koenenia* keine eigentliche Spange mehr in der Wandung des Pharynx unterscheiden kann, setzt sich dieselbe bei den *Tarantuliden* in jener Richtung fort und verbreitert sich hinter dem Gehirne abermals zufolge der Bildung der postcerebralen Schlundpumpe. In ihrem vorderen Teil ist sie wieder schwach konvex, im mittleren Abschnitt (excl. *Koenenia*, Textfig. 84 b) konkav und bildet hinten eine nach innen (unten) vorspringende mittlere Kante.

Die anderen Pharynxspangen sind besonders deutlich nur im Bereich der prae- und postcerebralen Schlundpumpe ausgeprägt. An der ersteren unterscheiden wir bei den *Uropygen* noch 1 ventrale, welche die hintere Fortsetzung der unteren Gaumenplatte ist und von dieser durch einen oben beschriebenen Querwulst getrennt wird (Taf. V, Fig. 50, 51), und jederseits eine seitliche, die sich hinter der inneren Mundöffnung zwischen jene einschiebt und nach hinten zu an Höhe zunächst zu- und dann wieder abnimmt; auf Querschnitten erscheint der Pharynx vierkantig mit schwach ausgezogenen Seitenecken. — Bei den *Palpigraden (Koenenia)* ist die ventrale Spange sehr schmal, während die seitlichen, die bis an den Rand der inneren Mundöffnung reichen, breiter sind; jene läuft hinten bald spitz aus, um schließlich ganz zu fehlen (Textfig. 82—85, ph [oes]). — Bei den *Tarantuliden* finden wir an der praecerebralen Schlundpumpe überhaupt keine ventrale Spange, sondern außer

der dorsalen nur 2 seitliche, die in der Mitte eingeknickt sind, sodaß auf Querschnitten eine Y-förmige Gestalt des Pharynx-Lumens resultiert (Textfig. 36).

Die seitlichen und ventralen Wandungen der mittleren Vorderdarmpartie sind relativ weichhäutig und entweder faltig zusammengelegt, oder sie erscheinen, wie bei den *Tarantuliden* und *Koenenia* als hintere Verlängerung der seitlichen Spangen des vorderen Abschnittes (Textfig. 37). Während aber das Lumen des Oesophagus bei *Koenenia* und den *Thelyphoniden* weiter hinten mehr rundlich wird, bei ersterer auch die Chitinlamellen sehr undeutlich werden, so sehen wir bei den *Amblypygen* hinten nicht nur die seitlichen Spangen erhalten und vergrößert, sondern zwischen sie schiebt sich noch eine ventrale Lamelle ein, die bald eine ähnliche Gestalt annimmt, wie die oben beschriebene dorsale, sodaß der Pharynx hier ein X-förmiges Lumen besitzt (Textfig. 38), in auffälliger Übereinstimmung mit dem Bau, wie er durch Bertkau und andere Forscher von *Araneen* bekannt geworden ist.

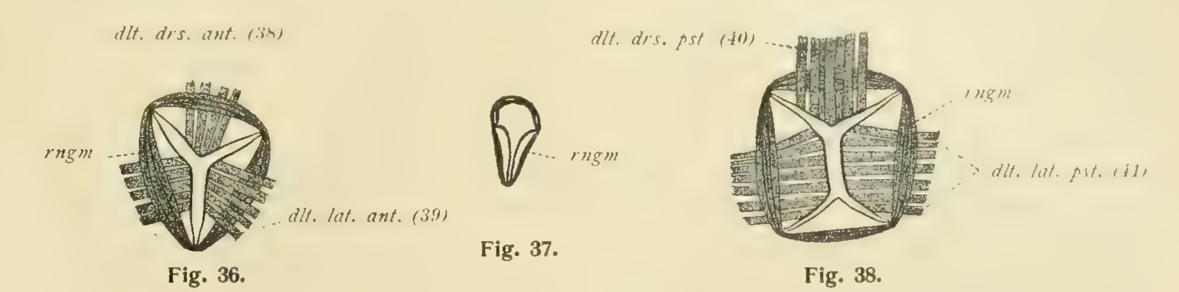


Fig. 36. **Fig. 37.** **Fig. 38.**

Tarantula marginemaculata (C. L. K.).

36 etwas schematisierter Querschnitt durch den Pharynxteil des Vorderdarmes; **37** desgl. durch den schmalen, das Centralnervensystem durchbohrenden Teil desselben, der Ringmuskel (rngm) gehört noch der praecerebralen Schlundpumpe an; **38** desgl. durch die postcerebrale Schlundpumpe desselben. Die Dilatatoren sind nicht in ihrer ganzen Länge gezeichnet.

Bei den größeren Pedipalpen sieht man übrigens sehr deutlich, daß das Chitin des Vorderdarmes (wie auch das der übrigen Körperoberfläche) aus 2 Schichten besteht, deren (genetisch) äußere für gewöhnlich nur sehr zart ist.

Der vordere und hintere Pharyngealabschnitt sind nun zufolge der Rolle, welche sie bei der Nahrungsaufnahme spielen, durch besondere Muskeln ausgezeichnet, welche zwecks einer geeigneten Saugwirkung eine Erweiterung und Verengerung des Darmlumens herbeiführen. Gleich kräftig sind diese Muskeln bei allen Pedipalpen an der praecerebralen Schlundpumpe, an der postcerebralen jedoch nur bei den *Tarantuliden* normal entwickelt, bei den übrigen Formen dagegen mehr oder weniger in Reduktion begriffen.

Vier verschiedene Muskeln vermitteln die Saugwirkung des vorderen Saugapparates. Drei Dilatatoren, von denen 2 seitlich angeordnet sind und bei den *Uropygen* und *Amblypygen*[1] von der Innenseite der vorderen Coxalapodeme des 2. Extremitätenpaares (Taf. II, IV, Fig. 9, 45; 11, 46), bei *Koenenia* innen vom Seitenrande des labialen Prosternums ausgehen (Textfig. 27, 82, 83); der dritte Dilatator liegt in der Mediane des Körpers und ist für gewöhnlich mehrteilig, stets sind seine Fasern bilateral symmetrisch gestellt. Bei *Palpigraden* und *Amblypygen* greift er auf der oberen Pharynxspange allein, bei den *Uro-*

[1] Man vergleiche auch Blanchards Monographie und die Arbeiten von Gough (24) und Pocock (53).

pygen außerdem auch auf der oberen Gaumenplatte an. Bei *Koenenia* gehen seine Fasern von der dorsalen Wand des Labrums und dem unteren Rand der die Cheliceren trennenden Zwischenhaut (Textfig. 27, No. 13), bei den *Amblypygen* ausschließlich vom Unter- und Seitenrande des labralen Apodemes (Taf. II, Fig. 11), bei den *Uropygen (Thelyphonidae)* teils vom freien hinteren (Muskel No. 47), teils vom vorderen, mit den Coxalapodemen verwachsenen Teil (Muskel No. 68) des labralen Apodemes aus (Taf. II, IV, Fig. 9. 45). Der vierte Muskel ist ein Ringmuskel, dessen Fasern sich nach hinten (oder auch wohl nach vorn) zu weiter ausdehnen als die Dilatatoren, im Bereich derselben mit deren Fasern mehr oder weniger regelmäßig alternieren. Die Ringmuskelelemente setzen sich aus 3 oder 4 Teilen zusammen, die an den Pharynxkanten miteinander verbunden sind (cf. Textfig. 36—38).

Eine Reihe feiner Muskeln fand ich ferner, unabhängig von den eben skizzierten, bei *Thelyphoniden*, wo sie seitlich an dem Vorderdarm befestigt sind und im Zwischengewebe sich verlieren; sie liegen unmittelbar vor dem Gehirn, und es ist mir deshalb ihr morphologischer Wert nicht klar geworden, zumal noch Reste der postcerebralen Schlundpumpenmuskeln vorhanden sind, und wir nur von einem doppelten praecerebralen Sauger sprechen könnten.

Die Muskeln der hinteren Schlundpumpe (früher „Saugmagen" genannt) entsprechen bei den ***Tarantuliden*** auffallend denen der vorderen und sind bereits von Gough (24) und Pocock (53) beschrieben worden. Die beiden lateralen Extensoren inserieren mit ihrem freien Ende am Entosternum, der dorsale Extensor etwa in der Mitte des Carapax, unmittelbar vor dem medianen Apophysenmuskelpaar des Entosternums (Taf. II, Fig. 11, No. 40), mit diesem zusammen eine der „Rückengrube" oder „Mittelritze" der *Araneen* entsprechende seichte Vertiefung im Carapax verursachend. Die Fasern des Ringmuskels alternieren auch hier mit denen der 3 Extensoren (Dilatatoren), sind übrigens kräftiger als am vorderen Sauger, was schon Gough hervorgehoben hat.

Bei ***Thelyphoniden*** fand ich an der postcerebralen Schlundpumpe noch zahlreiche, zarte Ringmuskelfasern, aber auch eine Reihe ebensolch zarter Dilatatorfasern, welche im Zwischengewebe verliefen; ihre Befestigung am Entosternum habe ich nicht ermitteln können; von einem dorsalen Dilatator fehlte jegliche Spur. Das gleiche gilt für ***Koenenia***, bei der sich noch ein Paar zarter Muskeln zwischen dem hinteren Schlundsauger und den vorderen Seitenhörnern des Entosternums ausgespannt findet (Textfig. 88, No. 15), aber der dorsale Dilatator der *Tarantuliden* vermißt wird.

Die Richtung des Vorderdarmes ist, im ganzen betrachtet, bei allen Pedipalpen eine gerade und annähernd horizontale, starke Krümmungen, wie sie bei *Scorpionen, Opilionen* und namentlich bei *Araneen* beobachtet werden, kommen nicht vor und nur nahe der Mundöffnung zeigen sich von der Horizontalen abweichende Richtungen.

Erwähnt sei noch, daß sich Porenkanäle, resp. die Öffnungen ein- oder mehrzelliger Hautdrüsen auf der oberen und unteren Pharynxspange im Gebiet des vorderen Saugers vorfinden, zwei solche, in charakteristischer Lage vor dem die untere Pharynxspange von der unteren Gaumenplatte trennenden Wulst, bei *Trithyreus*, hier übrigens anscheinend auch in der Pseudotrachealrinne dieser Gaumenplatte.

Zum Schluß sei es mir gestattet, mit wenigen Worten auf die Deutung einzugehen, welche neuerdings Pocock den „Gaumenplatten" der äußeren Mundhöhle gegeben hat.

Während ich (14) im Anschluß an Croneberg (20), Bertkau (9) und andere die bei manchen Arachniden vor dem eigentlichen Pharynx zur Differenzierung gelangte „äußere Mundhöhle" als eine sekundäre Ausgestaltung des Vorderdarmes auffassen zu dürfen glaubte, nimmt Pocock, speziell die untere Gaumenplatte als Bestandteil der Coxen der 2. Extremität in Anspruch, die sekundär bei der ventromedianen Verschmelzung dieser Hüftglieder zur Bildung jener unteren Pharynxlamelle verwachsen sind; als Ausgangspunkt für diese Betrachtungsweise dienen ihm gewisse Strukturverhältnisse des *Amblypygen*-Mundes.

Zwar vermag man meiner Ansicht nach die Anschauung Pococks vorläufig, wenn überhaupt nicht einwandfrei zu widerlegen, und dennoch lassen sich verschiedene Bedenken gegen dieselbe aussprechen, die mich jetzt noch jenen Forschern folgen lassen, welche die äußere Mundhöhle für eine Differenzierung des vordersten Pharyngealabschnittes ansehen.

Wir erinnern uns, daß die fragliche Bildung sowohl bei den *Uropygen*, wie auch bei *Koenenia* vorkommt, trotzdem bei dieser Form die Coxen des 2. Extremitätenpaares keinerlei Beziehungen zur Bildung des Mundes aufweisen. Vielleicht trifft dies auch für die *Solifugen* zu, bei denen möglicherweise der vorderste Abschnitt des Pharynx der „äußeren Mundhöhle" gleichzusetzen ist. Bei den *Amblypygen* führt aber die Mundöffnung direkt in den eigentlichen Pharynx. Bei den *Thelyphoniden* sind nun weiter die Coxen der 2. Extremität dorsal (vorn) anstatt mit sich selbst, mit der unteren Gaumenplatte verwachsen; diese erweist sich als aus einem einzigen Stücke bestehend, und nie können wir an ihr die Entstehung aus 2 getrennten Teilen erkennen. Bei den *Schizonotiden* finden wir ferner in ihrer Mittellinie die beschriebene Pharyngealrinne, die jedoch nicht für jene Annahme in Betracht gezogen werden kann, da eine solche Rinne bekanntlich auch auf der oberen Gaumenplatte auftreten kann (gewisse *Araneen*), die doch auf alle Fälle als ventrale Wand des Labrums ein einheitliches Gebilde ist. Zudem stehen sowohl die obere, wie auch die untere Gaumenplatte in unmittelbarem Kontakt mit der oberen und unteren Spange des eigentlichen Vorderdarmes.

So einfach, wie somit diese Verhältnisse zu liegen scheinen, bleiben sie aber nicht, wenn wir die *Amblypygen* mit in den Kreis unserer Betrachtungen ziehen, deren seitlich vor dem Mund gelegenen „Pseudotrachealfelder", die wirklich auf den Coxen liegen, wir unwillkürlich der unteren Gaumenplatte der anderen Formen gleichsetzen möchten, wie es ja auch von Gaubert (23) und neuerdings von Pocock (53) geschehen ist. Es würde dann der Pseudotrachealkanal der Pharyngealrinne jener entsprechen, was übrigens zumal auf Grund der Strukturverhältnisse der Pseudotrachea der *Tarantuliden*, gewiß nicht unmöglich ist. Sollte diese Bildung aber nicht doch vielmehr eine Neuerwerbung sein, eine Anschauung, die meiner Meinung sich durch die neuesterdings von Pocock (54) sehr wahrscheinlich gemachte Abstammung der *Opilionen* von *Amblypygen*-ähnlichen Formen bekräftigen läßt, da wir bei jenen nicht nur 1, sondern 2 Paar von Pseudotracheen an den Coxen des 2. und 3. Extremitätenpaares finden? Dennoch muß es auffällig bleiben, daß dieselben nur bei jenen Formen auf den Hüftgliedern der Mundbeine vorkommen (cf. auch die *Scorpione*), denen eine „äußere Mundhöhle" fehlt.

Muß es daher immer noch zweifelhaft bleiben, ob die „untere Gaumenplatte" ein Derivat der Coxen des 2. Extremitätenpaares oder der unteren Pharynxspange ist, und somit die

äußere Mundhöhle morphologisch zum Pharynx gehört oder nicht, so müssen wir Pocock darin jedenfalls folgen, wenn er den Mund der *Scorpione* und *Amblypygen*, *Opilionen* etc. für den ursprünglichen Mund hält, wie er ja auch bei *Limulus* gefunden wird, und den eigentlichen Mund der *Thelyphonen* etc. durch Ausbildung der äußeren Mundhöhle zu einer „inneren Mundöffnung" werden läßt.

2. Der Mitteldarm und seine Differenzierungen.

Der Mitteldarm der Pedipalpen sondert sich, wie bei den meisten anderen Arachniden, in einen pro- und einen opisthosomalen Abschnitt. Was seinen histologischen Bau betrifft, so bietet er, soweit meine Kenntnisse reichen, keinerlei Verhältnisse, die von den z. B. von *Scorpionen* und *Araneen* bekannten abweichen; wir treffen hier die gleichen Zellenelemente wie bei jenen an. Nichtsdestoweniger ist sein anatomischer Bau von einigem Interesse, da wir innerhalb der Gruppe der Pedipalpen Formen vereinigt finden, die systematisch-phylogenetisch, wie auch theoretisch-morphologisch uns manchen Aufschluß bieten. Allgemein bekannt sind die „Chylus-Divertikel" des Arachnidendarmes, und nicht selten sind sie schon Gegenstand besonderer Forschung gewesen. Daß wir in ihnen kein „leberartiges", sondern das eigentlich „verdauende" Organ der Arachniden zu erblicken haben, haben uns vor allem Bertkau's schöne Untersuchungen (8, 9) klargelegt, und wie er, so werde auch ich nicht von der „Leber", sondern stets vom Chylusdarm sprechen. Als einfache Ausstülpungen angelegt, erlangen sie meist im ausgereiften Zustande durch eine weitgehende Lappenbildung einen recht komplizierten Bau; und wenn wir bei *Koenenia* den „embryonalen" Charakter gewissermaßen zeitlebens erhalten sehen,[1] so können wir bei den anderen Formen nur auf Grund der Zahl der Hauptmündungsgänge der Divertikel das embryonale Bild rekonstruieren.

a. Der prosomale Mitteldarm.

Der prosomale Mitteldarm, welcher sich hinten unmittelbar an den Vorderdarm anschließt, stellt ursprünglich ein einfaches gerades Rohr dar, welches nur 1 Paar einfacher Divertikel entsendet. Ein derartiges Verhältnis treffen wir tatsächlich bei *Koenenia* und *Trithyreus* an. Das prosomale Darmdivertikel (ps. dv) von *Koenenia* wird zuerst von Rucker (57) erwähnt, aber in seiner Größe nicht richtig abgebildet; es geht vom Darm etwa zwischen den Coxen der 4. und 5. Extremität aus und stellt jederseits einen einfachen, ungelappten Sack dar, der im Leben des Tieres fortwährende, ziemlich rhytmische Kontraktions- und Expansionsbewegungen ausführt (Textfig. 39—41). Er ruht auf dem Entosternit, was übrigens in gleicher Weise auch für einen großen Teil der Vorderdarm-Divertikel der übrigen Arachniden zutrifft. Bei *Trithyreus (cambridgei)* finden wir ebenfalls nur einen einfachen, im seitlichen Anblick birnförmigen (Textfig. 42) Divertikel jederseits.

[1] Einen noch einfacher gebauten Mitteldarm scheint die jüngst von C. With (78) beschriebene Milbe *Eucarus* zu besitzen, an dem sich, soweit sich bis jetzt sagen läßt, außer einem Paar prosomaler Divertikel (wie bei *Trithyreus* und *Koenenia*) keine eigentlichen opisthosomalen Divertikel nachweisen lassen; dieser Darmabschnitt stellt ein etwa in der Mitte des Hinterleibes ampullenartig erweitertes Rohr dar, welches nach Passierung eines seitlich gelegenen Bogens (der noch entodermal ist) durch das Rektum nach außen mündet.

Bei den übrigen Pedipalpen treffen wir einen weit komplizierteren Bau an. Bei ihnen ist kein einheitliches Divertikel vorhanden, statt dessen aber eine Serie von 4 Paaren, die sich erst bei näherem Zusehen als Abkömmlinge des einen der erst genannten Formen zu erkennen geben. Bekanntlich besitzen die *Scorpione* im Prosoma nur 1 Paar in viele kleine Läppchen zerteilter Divertikel, die *Araneen* dagegen 4 Paar langer, bei vielen Formen bis

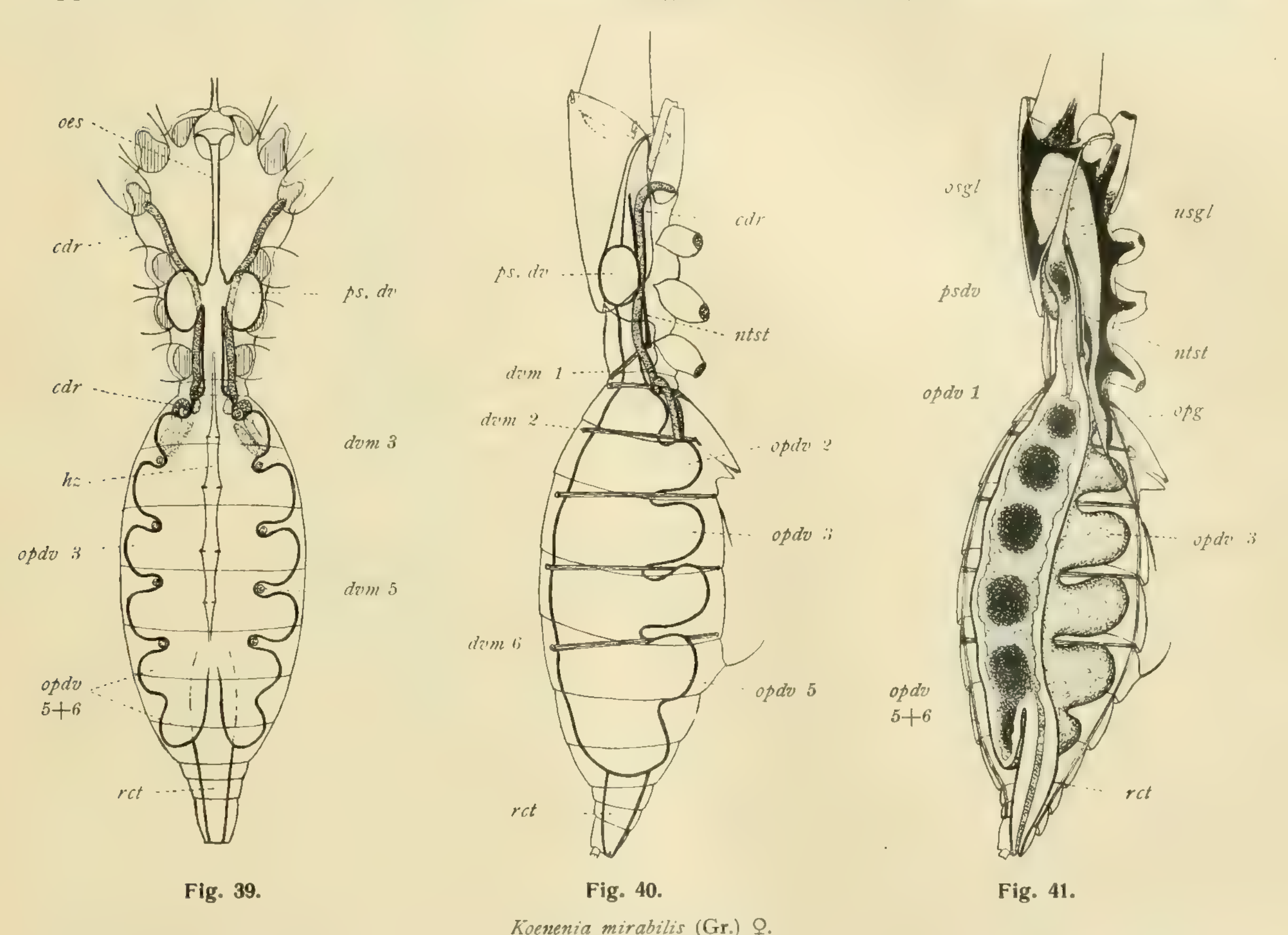


Fig. 39. **Fig. 40.** **Fig. 41.**

Koenenia mirabilis (Gr.) ♀.

39 schematische Darstellung des Körpers mit eingezeichnetem Darmsystem, Coxaldrüsen und Herz, zur besseren Orientierung sind auch die Dorsoventralmuskeln (dvm) dargestellt; die Peltidia des Prosoma sind entfernt worden und das prosomale Darmdivertikel in ausgedehntem Zustande abgebildet. Rückenansicht.

40 dasselbe von der Seite, doch sind die Peltidia wohl, das Herz aber nicht gezeichnet.

41 schematische Darstellung eines durch die Mitte des Tieres geführten Sagittalschnittes, seitlich von Innen gesehen. Außer dem Darm, in dessen weite Divertikelräume man hineinsieht, ist noch das Zentralnervensystem und ein Teil der opisthosomalen Muskulatur nebst dem Entosternum (ntst) eingezeichnet, die Coxaldrüse dagegen nicht.

in die Trochanterglieder der 4 hinteren prosomalen Extremitäten verlaufender schlanker, schlauchartiger Divertikel, die radiär vom „Zentralmagen" ausgehen (cf. Blanchard (10), Wasmann (72), Plateau (48), Bertkau (8, 9) u. a.). Die Kluft zwischen diesen beiden verschiedenen Gestaltungen des prosomalen Mitteldarmes überbrücken meiner Ansicht nach die *Thelyphonen*, während die *Amblypygen* in dieser Hinsicht typische *Araneen* sind.

Abzüglich der irrtümlichen Angabe vom Vorhandensein salivärer und tubulöser, in den

Mitteldarm mündender Drüsen (die heute als „Coxaldrüsen" und vorderer Teil der „Dorsalschläuche" des männlichen Genitalapparates bekannt sind) ist die Darstellung des prosomalen Mitteldarmes der ***Thelyphonen***, welche wir E. Blanchard verdanken, ausgezeichnet, und die Beobachtungen dieses Forschers stimmen so sehr mit denen überein, die ich an einer großen Zahl von *Thelyphonen* verschiedener Gattungen machen konnte, daß ich den neuerdings von Pocock (53) gemachten Angaben vom Bau dieses Darmabschnittes keinen unbedingten Wert

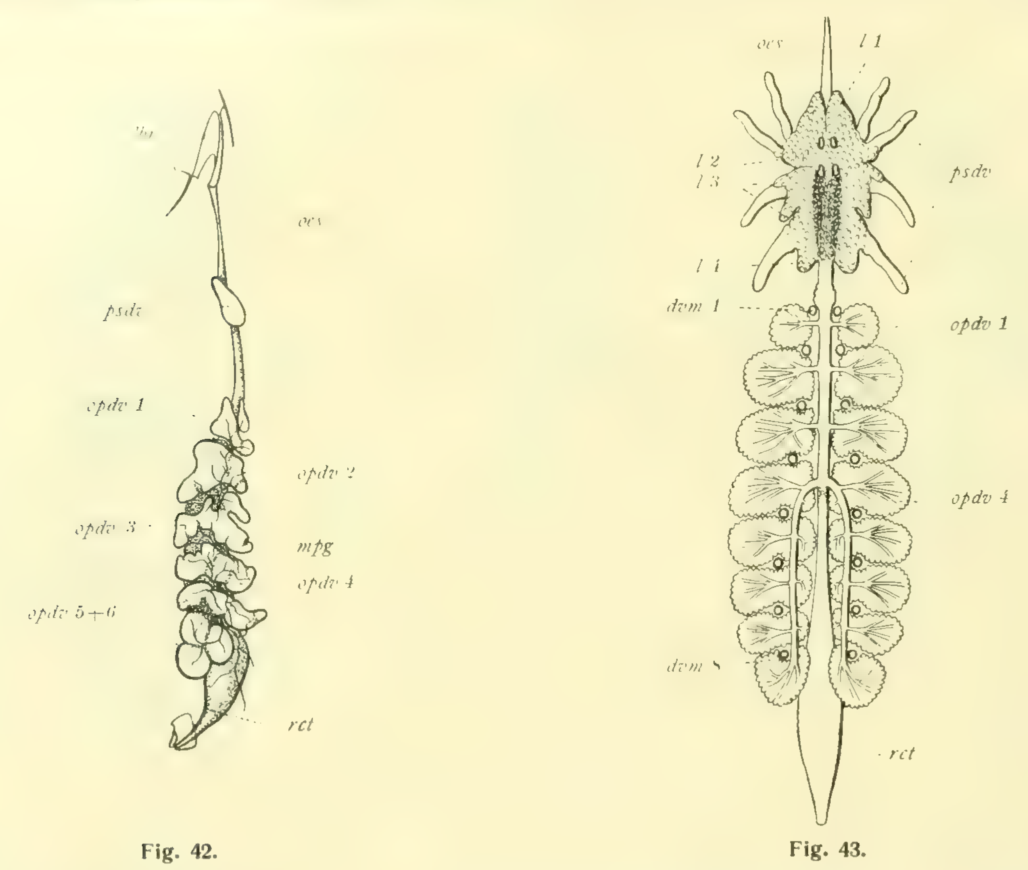


Fig. 42.

Trithyreus cambridgei (Thor.) ♀.

Etwas schematische Darstellung des Darmtraktus in der Seitenansicht; die feinen Fäden, welche die opisthosomalen Divertikel umspannen, sind die Malpighischen Gefäße, deren Einmündungsstelle nicht zu sehen ist.

Fig. 43.

Schema des Darmtraktus eines *Thelyphoniden* unter Weglassung des Mundkomplexes und der Analdrüsen, kombiniert von *Mastigoproctus proscorpio* (Ltr.) [prosomaler Teil] und *Typopeltis amurensis* (Trn.) [opisthosomaler Teil]. Zur Orientierung sind die Dorsoventralmuskelpaare (dvm 1—8) eingezeichnet, nicht aber die sogenannten Malpighischen Gefäße, die kurz hinter dem letzten genannten Muskelpaar vom Darm abgehen, resp. in ihn münden; l (1—4) sind sekundäre Lappenbildungen an der Basis der prosomalen schlauchförmigen Divertikel.

beilegen kann, vielmehr glauben möchte, daß der englische Forscher sich hier, wie auch bei seiner Untersuchung des Nervensystems der gleichen Formen, durch ungenügend konserviertes Material hat täuschen lassen.

Die schematische Textfig. 43 zeigt uns das normale Bild des prosomalen Mitteldarmes eines *Thelyphoniden (Mastigoproctus proscorpio* Latr.). Einen großen Teil des Prosoma füllt die mittlere mehr oder weniger symmetrisch gelappte breite Masse des Mitteldarmes aus, deren Oberfläche nicht glatt, sondern mit zahlreichen kleinen, flachen Läppchen versehen ist.

In ihrem hinteren Teil ruht sie auf dem Entosternum, die beiden vorderen Lappen (l 1) überwölben das Oberschlundganglion, und hinter ihnen durchbohren die beiden Äste des medianen Apophysenpaares des Entosternums die prosomale Chylusmasse (Taf. II, Fig. 7, Textfig. 43). Seitlich strahlen in der Richtung auf die Grundglieder der 4 letzten Beinpaare 4 Paar länglicher, schlauchförmiger, bisweilen schwach gewundener Divertikel von der mittleren Masse aus, die übrigens noch an ihrer Basis von kleinen Seitenläppchen begleitet werden (cf. Textfig. 43, psdv); auf der Hinterseite des letzten Paares findet sich jederseits ein größerer breiter Lappen (l 4). Weitere Lappen, die in der Figur nicht dargestellt sind, treten auf der Ventralseite durch die „Foramina entosterni" nach unten hindurch, um dort eine ventrale Chyluspartie zu bilden.

Einen medianen vorderen Divertikel, von dem uns Pocock berichtet, habe ich niemals beobachtet, und auch Blanchard erwähnt ihn nicht. Ein Blick auf meine schematische Abbildung und die schönen Figuren Blanchard's klärt uns sofort darüber auf, daß die beiden breiten vorderen Mittellappen (l 1) nicht einem jener 4 seitlichen Divertikelpaare entsprechen, sondern vielmehr, wie auch die hinteren und ventralen, Lappenbildungen der mittleren Partie, des „Zentralmagens" sind, und daß somit Pocock sie nicht als erstes Divertikelpaar hätte zählen dürfen.

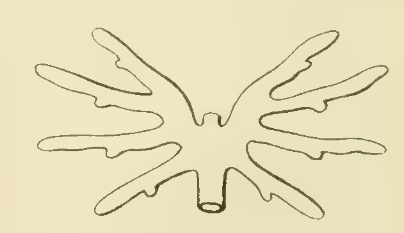


Fig. 44.
Damon medius (Hbst.).
Schematische Darstellung des prosomalen Mitteldarmes und seiner Divertikel.

Daß der prosomale Mitteldarm je nach der Menge der in ihm enthaltenen Nahrung ein verschiedenes Aussehen haben kann, brauche ich wohl kaum anzuführen, schon Blanchard hat dieser Tatsache Erwähnung getan. Die Hohlräume der einzelnen Divertikel und Lappen stehen untereinander in direkter Kommunikation, sodaß wir schon deshalb berechtigt sind, sie als Differenzierungen eines einzigen Divertikelpaares aufzufassen.[1]

Bezüglich der ***Amblypygen*** kann ich wieder auf Blanchard verweisen, aus dessen Beschreibung und Figuren alle Einzelheiten klar ersichtlich sind. Wir finden bei ihnen stets 4 Paare von Divertikeln, die länger sind als bei den *Thelyphoniden* und mitunter bis in die Schenkelringglieder (wenigstens bei den 3 hinteren Paaren) hineinreichen und dort nach unten umgelegt sind, wie es auch oft bei *Araneen* beobachtet wird. Das vorderste Paar ist stets das kleinste und erscheint oft nur als ein Seitenzweig des folgenden (2.) Paares (Taf. II, Fig. 10, Textfig. 44). Im Gegensatz zu den *Thelyphoniden* ist die Oberfläche des auch hier ausgebildeten „Zentralmagens" glatt, und es fehlen ihm nicht nur die bei jenen Formen an der Wurzel der Divertikel vorhandenen, sondern auch deren ventrale Lappenbildungen. Die Divertikel zeigen bisweilen ein Stück endwärts von ihrer Basis einen kurzen Anhang auf der Hinterseite (Textfig. 44); erwähnenswert ist noch ihre Lage zwischen den breiten blattförmigen Coxalapodemen. — Unmittelbar hinter dem Vorderdarm ist der Mitteldarm der *Amblypygen* schon relativ breit.

---

[1] Freilich kann man mit Bernard (5) auch annehmen, daß die *Thelyphoniden*, *Amblypygen*, *Araneen* und *Galeodiden* mit 4 Paaren prosomaler Darmdivertikel in diesem Merkmal die ursprünglicheren Formen sind, daß bei den *Scorpionen*, *Koenenia*, *Trithyreus* und anderen Formen das eine Paar seine Entstehung der Reduktion aus jenen 4 Paaren verdankt. Wahrscheinlich dünkt mich diese Annahme vorläufig nicht.

Die physiologische Bedeutung des prosomalen Magens samt seinen Divertikeln hat man, wie es mir scheint, bisher noch nicht ganz vollständig erkannt. Freilich hat uns Bertkau (8, 9) gelehrt, daß dieser Darmabschnitt bereits Verdauungssekrete liefert, und daß in ihm einige Zellelemente vorkommen, welche sonst in den echten Chylusläppchen des Opisthosoma weit verbreitet sind. Beobachtungen an lebenden *Koenenien* und das Vorhandensein einer relativ kräftigen Muskularis-Schicht um die Divertikel des Prosoma der größeren Pedipalpen machen es mir aber wahrscheinlich, daß auch der prosomale Mitteldarm beim Aufsaugen der Nahrung eine Rolle spielt und darin die prae- und postcerebrale Schlundpumpe unterstützt. Bei *Koenenia* habe ich mit Hilfe des Mikroskops (bei durchfallendem Licht) deutlich sehen können, wie fortwährend und ziemlich regelmäßig rhytmisch das prosomale Divertikelpaar im Anschluß an die Kontraktionen und Expansionen der postcerebralen Schlundpumpe erweitert wurde und wieder kollabierte, und eine ähnliche Bewegung dürften auf Grund jener Muskularis auch die gleichwertigen Darmabschnitte der *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* und wohl auch der übrigen Arachniden ausführen. Bei der Länge der fraglichen Divertikel der *Tarantuliden* und *Thelyphoniden* ist die Muskularis-Schicht ja auch schon aus dem Grunde, ich möchte sagen, notwendig, dass die Nahrung aus ihren Enden wieder hinausgetrieben und in den Hinterleib weiter befördert werden kann, und es wäre möglich, daß die besagten Kontraktionsbewegungen sich unmittelbar an die des Vorderdarmes anschlössen und die flüssige Nahrung nur kurze Zeit in den Divertikeln verweilt, um vor ihrem Eintritt in den opisthosomalen rezipierenden Teil des Darmtraktus noch mit einigen notwendigen Sekreten vermischt zu werden.

Jene Muskularis erwähnt schon Bertkau, doch ließ er die Frage, ob die von ihm beobachteten Fasern wirklich muskulös sind, noch offen; ich kann nun mitteilen, daß sie stets mehr oder weniger deutlich quergestreift sind und als innere Ringmuskeln und weniger zahlreiche äußere Längsmuskeln auftreten. Bei *Koenenia* sind sie nur äußerst zart und schwer nachweisbar. Wenn Bertkau sagt, daß diese Fasern dem Bindegewebe angehören, so ist das doch nur mit einer gewissen Einschränkung richtig, indem sie wohl dem Bindegewebe entstammen, beim ausgebildeten Tier aber morphologische Bestandteile der Darmwände sind. Bei den *Tarantuliden* kann man die Ring- und Längsmuskelfasern bisweilen schon bei schwacher Lupenvergrößerung erkennen.

Übrigens kommen ähnliche, sehr zarte Fasern auch an den Chylusläppchen des Hinterleibes vor, sie werden dort aber wahrscheinlich nur zur Hinausbeförderung der unverdaulichen Stoffe dienen.

b. Der opisthosomale Mitteldarm.

Der Mitteldarm nimmt mit seinen Chylusanhängen weitaus den größten Raum im Hinterleibe bei den Pedipalpen, wie ja überhaupt den meisten Arachniden, ein. Seine vielen Lappen und Läppchen, zwischen denen sich die sogenannten Malpighischen Gefäße verbreiten, sind durch ein fettkörperartiges Gewebe verbunden, auf welche Weise es zu einer ziemlich einheitlichen, unter dem unpassenden Namen der „Leber" allbekannten Organbildung kommt (cf. Bertkau [8]). Da wir uns hier nicht auf Einzelheiten einlassen wollen, seien mit wenigen Worten nur die groben Bauverhältnisse, denen wir bei den verschiedenen Formen begegnen, behandelt.

Sehr auffällig ist zunächst der große Unterschied in der Form und der Verbindung der Hauptdivertikel mit dem mittleren Darmrohr.

In dieser Hinsicht zeigt uns **Koenenia** von allen Arachniden die interessantesten Verhältnisse. Schon Grassi (26) gab für sie richtig das Vorhandensein einfacher, unverzweigter und ungelappter, breit mit dem Mittelrohr kommunizierender Divertikel an, deren vorderstes, kaum als solches entwickeltes Paar zwischen dem 1. und 2. Dorsoventralmuskelpaar gelegen ist; die 4 folgenden sind recht deutlich und liegen zwischen dem 2. bis 6. (letzten) Paare dieser Muskeln; dann folgt noch ein hinteres Paar, welches selbst wieder in je einen vorderen und hinteren Abschnitt geteilt ist. Seitlich überhängen die Chylussäcke, wie auch sonst, die Geschlechtsorgane (Textfig. 41, 99, 100). Etwa im 6. Hinterleibssegment geht der Mitteldarm in den Enddarm über (vergl. Textfig. 39, 41, 101).

Die gleiche Zahl der Darmsäcke treffen wir bei **Trithyreus cambridgei** an, abgesehen von dem ersten Paar, welches ja auch bei *Koenenia* eher als fehlend, denn als vorhanden angegeben werden kann. Textfig. 42 zeigt uns eine seitliche, etwas schematisierte Ansicht des Darmtraktus. Zum Unterschiede von *Koenenia* sind die Divertikel bereits, wenn auch nur wenig, gelappt und erscheinen deshalb im Vergleich zu den *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* großlappig. Das hinterste Paar ist auch hier in eine vordere und hintere Abteilung zerlegt. Kleine ventrale Läppchen kommen anscheinend bereits vor (in der Figur nicht angegeben), sie sind aber nur undeutlich. Die Öffnungen in das Mittelrohr sind relativ groß und weit, doch nicht mehr so einfach wie bei *Koenenia* (cf. Textfig. 79). Das vorderste Paar liegt zwischen dem 2. und 3., das letzte zwischen dem 6. und 7. Dorsoventralmuskel.

Ganz anders sieht der opisthosomale Mitteldarm der **Thelyphoniden** und **Tarantuliden** aus, bei denen wir einmal die bekannte Zerklüftung der bei *Koenenia* noch (?) einfachen Divertikel in zahlreiche kleine Läppchen, dann aber auch eine andere Zahl der in das Mittelrohr mündenden Sammelgänge konstatieren. Leider habe ich keine geeigneten *Tarantuliden* gefunden, die mir klare Bilder von diesen Verhältnissen hätten geben können, wohl dagegen von *Thelyphoniden*, zumal einen *Typopeltis amurensis* und *Thelyphonus caudatus*. Für die erste der beiden Formen sehe ich mich daher genötigt, meiner Darstellung die Beschreibung Blanchard's zugrunde zu legen, an deren Richtigkeit ich vorläufig deshalb nicht zweifeln möchte, da sie eine schöne Übereinstimmung mit meinen an den *Thelyphonen* gemachten Beobachtungen zeigt, bei denen Blanchard jedoch wohl nicht gerade die Wahrheit getroffen hat, falls nicht etwa Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Gattungen dieser Gruppe obwalten.

Vom Mittelrohr gehen bei den **Thelyphoniden** gerade an der Übergangsstelle vom Vorderzum Hinterleib einige kleine Lappen ab, welche sich ventral in der Höhlung des Metasternums ausbreiten; wir können ihnen keinen weiteren morphologischen Wert beilegen. Größere Sammelgänge finden wir dann in 3[1] einfachen Paaren zwischen den 1. und 2., 2. und 3. und 3. und 4. Dorsoventralmuskeln (deren vorderstes Paar entspricht nicht dem vorderen von *Trithyreus* und *Koenenia*, sondern diesem ist das zweite Paar der großen Pedipalpen gleichwertig). Ein viertes Paar mündet zwischen dem 4. und 5. Rückenbauchmuskelpaar;

[1] Blanchard bildet Tafel IX, Fig. 1 ein Paar Sammelgänge mehr ab. Das Schema, welches 1896 Bernard (5) vom opisthosomalen Mitteldarm der *Thelyphoniden* gegeben hat (Tafel XXXIV, Fig. 2) ist richtig. Wenn er aber für die *Arachniden* ursprünglich nur 7 Paar solcher Divertikel annimmt, so kann ich ihm darin deshalb nicht beistimmen, weil wir bei allen Arachniden hinter dem letzten Dorsoventralmuskelpaar stets noch 1 Darmdivertikelpaar (so auch bei den *Thelyphoniden*) finden, das allerdings nicht mehr direkt mit dem Mittelrohr kommuniziert (cf. pg. 90).

dasselbe ist jedoch nicht einfach, sondern gibt Seitenäste ab, welche zwischen dem 4. und 5., 5. und 6., 6. und 7., 7. und 8. und hinter dem 8. Dorsoventralmuskel abgehen (cf. Textfig. 43). Der hinterste Sammelgang entspricht somit den beiden hinteren Divertikeln von *Trithyreus* und *Koenenia*.

Blanchard gibt für die ***Tarantuliden*** auch nur 4 Paare von Sammelgängen an, die offenbar denen der *Thelyphoniden* gleichwertig sein dürften. Bei ihnen ist das Mittelrohr von vorn bis hinten ziemlich gleich stark, bei den *Thelyphoniden* dagegen etwa vom 3. Rückenbauchmuskelpaar ab sehr dünn und nimmt erst zwischen den beiden letzten Paaren dieser Muskeln wieder an Dicke zu, um in den ampullenartig erweiterten Enddarm überzugehen.

Schon wiederholt ist der Versuch gemacht worden, die einzelnen Darmdivertikel des Hinterleibes der verschiedenen Arachniden miteinander in Homologie zu bringen. Aus den vorstehenden Zeilen geht nun klar hervor, daß wir dieselben nicht ohne Weiteres in der zufällig vorhandenen Reihenfolge einander gleichsetzen dürfen, sondern daß wir ihre Segmentzugehörigkeit, die leicht aus ihrer Lage zu den Dorsoventralmuskeln zu erschließen ist, beachten müssen.

Wie es bereits Bernard (5) erörtert hat, gibt es kein Arachnid mehr, welches die theoretisch größtmögliche Zahl der opisthosomalen Darmdivertikel noch besitzt, sondern bei allen Formen konstatieren wir eine in verschiedener Weise erfolgte Konzentration und Reduktion derselben. Als größte Zahl möchte ich, um von den bei den *Thelyphoniden* (und *Tarantuliden*) obwaltenden Verhältnissen zu schließen, 8 Paar Hinterleibs-Darmdivertikel für die Klasse der Arachniden annehmen, die ursprünglich unabhängig von einander in das Darmmittelrohr einmündeten, resp. von diesem ausgingen. Es ist nun bekannt, daß die hinteren Paare der Blindsäcke unter sich in der Weise in Verbindung treten, daß die der gleichen Körperseite durch einen Längskanal verbunden werden, um dann durch einen gemeinsamen Mündungsgang in das Mittelrohr des Darmes überzugehen. So wird die Zahl der unmittelbar mit dem Darm kommunizierenden Divertikel vermindert; das jeweilig letzte (hinterste) entspricht dann der Summe der hinter ihm theoretisch noch möglichen Paare außer sich, falls nicht etwa die andere Möglichkeit, daß die hinteren Paare verschwunden und an deren Stelle sich das jeweilig letzte um so mächtiger entwickelt hat, der Wahrheit näher kommt.

Beachten wir nun ferner das Fehlen des ersten Blindsackpaares der *Thelyphoniden* (und *Tarantuliden*) bei *Trithyreus* (und *Koenenia*), so kommen wir zu folgender Vergleichstabelle der opisthosomalen Darmdivertikel der Pedipalpen:

Koenenia	***Trithyreus***	***Holopeltidia + Amblypygi***
0 (= 1)	0 ([= 1])	1
1 (= 2)	1 (= 2)	2
2 (= 3)	2 (= 3)	3
3 (= 4)	3 (= 4)	4—8
4 (= 5)	4 (= 5)	
5—6 (= 6—7)	5—6 (= 6—7)	

6 (resp. 7) = ? 7—8 der *Thelyphoniden* und *Tarantuliden*.

Die kleinere Zahl der Divertikel bei *Koenenia* und *Trithyreus* beruht vermutlich auf einer Verschmelzung der zwei letzten Paare zu dem mit der Zahl „7" bezeichneten. —

Zum Schluß sehe ich mich genötigt, noch einige Worte über die funktionelle Bedeutung der besprochenen Divertikel hinzuzufügen. Hansen (30) schreibt nämlich in seiner Mitteilung über neue *Koenenien* auf Veranlassung von W. Sörensen, daß Miss Rucker's (57) Angabe, die „diverticula (of *Koenenia*) are invariably filled with food particles, which have the appearance of yolk granules", für die Hinterleibsblindsäcke jedenfalls nicht zutreffend sei, und er bemerkt, daß Sörensen (62) und Tulk (69) die 4 großen Divertikelpaare der ***Opiliones*** als „Drüsen" nachgewiesen und in ihnen keine Nahrung gefunden haben. Er sagt deshalb weiter: „We think, that the diverticula in question never contain food in any order of Arachnids".

Diese Annahme entspricht jedoch keineswegs den Tatsachen. Ohne die Angabe Sörensen's und Tulk's für die *Opilionen* bestreiten zu wollen, muß für die *Pedipalpen* entschieden betont werden — im Einklang mit den Untersuchungen Bertkau's über *Araneen* —, daß die Hinterleibsdivertikel der Nahrungsrezeption dienen, und daß man nicht nur bei *Koenenia*, sondern auch bei *Trithyreus* und den großen Pedipalpen stets mehr oder weniger Nahrung in ihnen finden kann.

Die „yolk granules", welche Rucker in dem Chylusmagen bei *Koenenia* beobachtet hat, und welche auch ich nicht selten fand, mögen wohl zum Teil von verzehrten Arthropodeneiern herrühren, zum Teil sind sie aber jedenfalls das Ausscheidungsprodukt gewisser Darmzellen, die bei *Koenenia* ähnlich ausgebildet sind wie bei anderen Arachniden *(Pedipalpen, Araneen* etc.) [cf. Taf. V, Fig. 55].

c. Die Malpighischen Gefäße.

Über die Harngefäße der Pedipalpen ist nur wenig mitzuteilen. Sie finden sich in der für die meisten Arachniden typischen Ausbildung bei den *Uro-* und *Amblypygen*, wo sie sich in dem Fettgewebe des Hinterleibes[1] reichlich verzweigend verbreiten und etwa an der Stelle, wo End- und Mitteldarm aneinander stoßen, in den letzteren übergehen. An ihrer Mündungsstelle legen sie sich stets in einer Reihe von Schlingen, zu beiden Seiten oder auch wohl auf der Ventralseite, dicht dem Darme an (cf. Textfig. 80),[2] wodurch man sehr leicht auf sie aufmerksam wird; aus diesem Knäul gehen dann jederseits zwei Hauptäste nach vorn und nach hinten ab.[3]

Die von Laurie (41) als die „secernierenden Drüsenschläuche der Analdrüsen (Stinkdrüsen)" beschriebenen feinen Röhren (der *Thelyphoniden*) sind die distalen Teile der Harn-

[1] Schimkewitsch (77) gibt an, daß ein Paar derselben bei *Thelyphonus* ins Prosoma ginge. Nach meinen Beobachtungen kommt dies niemals vor und ich vermute, daß sich dieser Forscher durch den prosomalen Abschnitt der „Dorsalschläuche" (cf. Kapitel XIII) hat täuschen lassen.

[2] Nach Schimkewitsch (77) sollen sich bei *Thelyphonus* die Malpighischen Gefäße mit 3 Paar Öffnungen in den Darm öffnen; bei *Trithyreus cambridgei* fand ich deren ein Paar seitlicher und eine ventrale Öffnung.

[3] Ein Paar zarter Gefäße fand ich bisweilen im vorhergehenden Segment (also vor den echten Malpighischen Gefäßen) vom Mitteldarmrohr nach den Seiten verlaufend; ich konnte es stets nur eine kurze Strecke verfolgen und deshalb vermag ich weder mitzuteilen, ob es mit Chylusläppchen in Verbindung stand oder ob es sich in den Mitteldarm öffnete (Schnitte anzufertigen wurde leider versäumt). Sollten wir in ihnen den Rest eines funktionslos gewordenen Sammelgangpaares der Chylusdivertikel vor uns haben? Oder etwa Äquivalente Malpighischer Gefäße?

gefäße, und Pocock (53) hat sie vergeblich als Teile der ventralen Nervenkette des Hinterleibes gedeutet.

Den *Koenenien* fehlen, wie es bereits Grassi (26) richtig angegeben hat, die Malpighischen Gefäße gänzlich. Wenn aber Miss Rucker (57) meint, daß „on this point *Koenenia* is most primitive, since it seems not yet to have reached the stage in which intestinal diverticula become modified as excretory organs", so befindet sie sich damit sicherlich auf einem Irrwege, da die *Koenenien* ohne Zweifel von Arachniden (*Pedipalpen*-Ahnen) herzuleiten sind, die bereits die bekannten Harngefäße besaßen, und sie dieselben erst sekundär wieder verloren haben werden, wie z. B. auch die *Opilionen* und eine Reihe von *Milben*, ferner die *Collembolen* unter den *entognathen Apterygoten*. Es kann nicht nachdrücklich genug hervorgehoben werden, wie recht es ist, wenn Hansen (30) sagt, daß die Ansicht vieler Forscher, *Koenenia* sei eine sehr alte Form, „quite wrong" sei. So wertvoll uns auch gerade dies kleine von Calandruccio und Grassi entdeckte Arachnid durch den einfachen Bau mehrerer seiner Organe ist, so bleibt es doch ein relativ junger Pedipalpen-Typus, der erst auf dem Wege eigenartiger Rückbildung, die vielleicht in manchen Einzelheiten zu der Wiedererwerbung phylogenetisch alter Stadien geführt hat, seine heutige Gestalt erlangt hat.

3. Der Enddarm, seine Anhangsorgane und der After.

a. Das Rectum.

Der Enddarm stellt bei allen Pedipalpen ein einfaches gerades Rohr dar, welches bei den *Uropygen*, weniger bei *Koenenia*, in seiner vorderen Hälfte bauchig erweitert ist, bei den *Amblypygen* aber in seiner ganzen Länge ziemlich gleich dick bleibt. Er besitzt eine kräftige Muskularis-Schicht, die aus Ring- und Längsfasern besteht, und ist in seiner hinteren Partie bereits chitinisiert.

Die Afteröffnung ist stets querspaltförmig, bei den *Tarantuliden* und *Koenenia* einfach, bei *Trithyreus* durch die Ausbildung zweier seitlicher Klappen (cf. Textfig. 45, ankl) nur andeutungsweise, bei den *Thelyphoniden* aber tatsächlich dreiteilig, indem neben ihr die Öffnungen der beiden großen Analdrüsen (Stinkdrüsen) gelegen sind, die durch besondere Klappen geschlossen werden können, welche in genetischer Beziehung zum After selbst stehen. Die Muskeln dieser Klappen sind im folgenden Abschnitt behandelt, hier sei die Aufmerksamkeit noch auf einige andere Muskeln gelenkt, die wohl einer Retraktion des anscheinend ausstülpbaren Endteiles des Darmes bei den *Uro*- und *Amblypygen* dienen. Bei den **Thelyphoniden** fand ich nur einen zweiteiligen Muskel dieser Funktion (No. 112), welcher auf der dorsalen Wand des chitinisierten hinteren Teiles des Rectums ansitzt und durch die drei letzten Körperringe hindurch nach vorn zieht, um in der Mitte des 9. Tergits seinen vorderen Ansatzpunkt zu finden; er liegt unter den langen Levatores (Retraktores) der 3 postabdominalen Segmente (Taf. III, V, Fig. 13, 53). Bei **Trithyreus,** den ich auf diesen Punkt hin nicht habe untersuchen können, dürfte er auch vorkommen. Bei den **Tarantuliden** konnten zwei kleine Retraktoren des Rektums konstatiert werden, ein dorsaler und ein ventraler, die in gleicher Weise am Enddarm ansitzen, aber vorn das 12. Segment nicht überschreiten (Taf. III,

Fig. 14, No. 115, 116). Der in diesem Leibesringe der *Tarantuliden* ausgebildete Dorsoventralmuskel (No. 94) trägt offenbar mit zum Schließen und Öffnen der breiten Afterspalte bei, die durch ein Zusammenklappen des 12. Tergits und Sternits vermittelt wird.

b. Die Analdrüsen der *Thelyphoniden*.

Analdrüsen kommen unter den Pedipalpen nur bei den *Thelyphoniden* vor, und in der ihnen eigenen Gestaltung und Bedeutung finden sie sich bei keinem andern Arachnid wieder. Blanchard setzt sie unrichtigerweise den Giftdrüsen der *Scorpione* gleich, die bekanntlich im Telson gelegen sind, während jene im Hinterleibe angetroffen werden. Sie scheiden einen Saft aus, welcher sehr viel Ameisensäure enthalten soll, und den die Tiere in einer solchen Menge von sich schleudern können, daß er sie wie eine kleine Dampfwolke umgibt, wie mir Herr Dr. A. Strubell (Bonn) erzählte, welcher auf Java lebende *Thelyphonen* in Terrarien gehalten und beobachtet hat. Blanchard teilt uns sogar mit, daß diese Tiere auf den Antillen zufolge dieser Eigenschaft den Namen der „Vinaigriers" tragen.

Ihre neben, bezüglich innerhalb des eigentlichen Afters gelegenen Öffnungen beweisen uns, daß wir es mit Anal-(Pygidial-) oder Afterdrüsen zu tun haben, und mit diesem Namen möchte ich sie auch fortan bezeichnen. Es sind ihrer zwei vorhanden, und — merkwürdig genug für ein Arthropod — sind sie stets asymmetrisch gelagert, wie es früher schon Wood-Mason (75) und Laurie (41) hervorgehoben haben, und zwar, entgegen den früheren Beobachtungen, bald die linke, bald die rechte (letzteres ist der häufigere Fall) in der Mittellinie des Körpers, d. h. innerhalb der hinteren Dorsoventralmuskelpaare, und die andere dann seitlich außerhalb derselben.

Die Drüsen stellen große, langgestreckte ziemlich dünnwandige Schläuche dar, welche der Körperbauchwand unmittelbar anliegen und folglich ventral von den Geschlechtsorganen, und der jeweilig mediane auch ventral von der Nervenkette, gelegen sind. Man findet sie (bei Alkoholtieren) entweder mehr oder weniger aufgeblasen, oder aber kollabiert; hinter den letzten Dorsoventralmuskeln berühren sie sich in der Mitte, verengen sich nach hinten zu, um durch die drei schmalen „postabdominalen" Segmente hindurch als schmale Kanäle bis zu ihren Öffnungen zu verlaufen. Ihre Ausdehnung nach vorne ist bei den einzelnen Formen der *Thelyphoniden* ein wenig verschieden, was auch für die beiderseitigen Schläuche desselben Individuums zutrifft, indem der jeweilig median gelegene weiter nach vorne reicht als der seitliche; bei *Thelyphonus caudatus* (L.) erreicht der mediane Drüsenschlauch das 3. Segment des Hinterleibes, der seitliche höchstens das fünfte; bei anderen Gattungen sind sie ebenso lang oder aber kürzer.

Die Schläuche sind vorn stets geschlossen, was schon Blanchard richtig erkannt hat, und Laurie (41) hat sich getäuscht, wenn er gewiße dünne Röhren vorn in sie hat einmünden sehen; wie ich an anderer Stelle (pg. 91/92) mitgeteilt habe, hat Laurie die Malpighischen Gefäße für die sezernierenden Abschnitte der Afterdrüsen gehalten (falls er sich nicht durch einen parasitischen Wurm *(Gordide)* hat irre leiten lassen, was ich kaum glauben möchte).

Betrachtet man sie mit bloßem Auge oder unter schwacher Vergrößerung, so erscheinen die Drüsenschläuche fein längsgestreift, und untersucht man daraufhin Schnitte, so findet man,

daß die Streifen von Falten herrühren, in die sich die Wände derselben gelegt haben (cf. Laurie; Taf. II, IV, Fig. 6 und 36b). Ihr Epithel ist überall einfach und besteht aus Zellen mit undeutlichen Grenzen, deren Kerne rundlich und chromatinreich sind, deren Plasma fein gekörnelt erscheint, nahe dem Lumen der Schläuche fast homogen wird und außen von einer zarten, doppelt konturierten, anscheinend permeablen Chitinmembran bedeckt wird (Taf. IV, Fig. 36, ch). Die Säcke werden von normalem Bindegewebe, dessen Kerne hie und da auch zwischen jenen Falten gefunden werden (bwk), und einer kräftigen Muskularis-Schicht umgeben, die bei ihrer Entleerung in Aktion tritt und in der Hauptsache aus Ringfasern besteht. Im hinteren Teile fehlen die Längsfalten, die offenbar nur zur Vergrößerung der sezernierenden Oberfläche beitragen sollen.

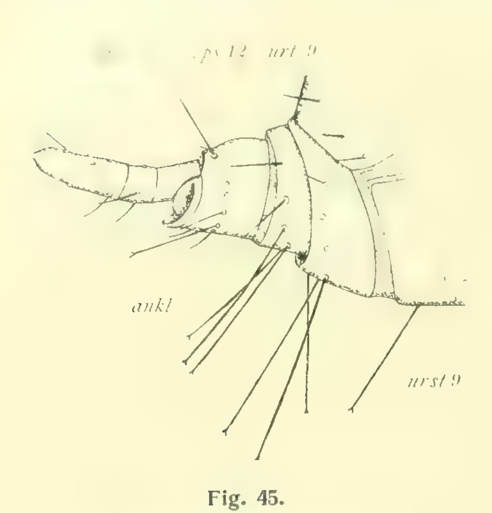


Fig. 45.

Trithyreus cambridgei (Thor.)

Körperhinterende in der Seitenansicht; eine Reihe von Haaren war an meinem Präparat bereits ausgefallen; das Flagellum (flgl) ist deutlich dreigliedrig.

Nebendrüsen, von denen Blanchard spricht und welche er auch abbildet (10, Taf. X, Fig. 6), sind nicht ausgebildet, was Tarnani (65) schon mit Recht hervorgehoben hat. Freilich erhielt ich bei meinen Präparationen oft ein ganz ähnliches Bild, wie es Blanchard uns hinterlassen hat, ein zarter Seitenschlauch schien an der nämlichen Stelle von der linken Drüse auszugehen; bei näherer Untersuchung ergab er sich aber als ein Blutgefäß, welches der Oberfläche der Drüse, wie auch dem opisthosomalen Ganglion eng anliegt.

Erwähnenswert sind noch die Öffnungen der Analdrüsen, die, wie bereits gesagt wurde, ein Teil der ursprünglichen Afteröffnung sind und von ihr die seitlichen Drittel ausmachen, während das Rectum sich in ihrer Mitte nach außen öffnet. Taf. V, Fig. 52 zeigt die Verhältnisse im Aufsichtbilde, soweit sie in situ von außen sichtbar sind. Wir erkennen aus derselben, daß die Analdrüsen durch je eine muschelförmige, längsgestreifte, chitinisierte Klappe verschlossen werden (ankl). Schneiden wir dann den letzten Leibesring der Länge nach auf, so finden wir 2 Muskeln an dieser Klappe sitzen, die offenbar den Zweck haben, die Öffnung des Drüsenschlauches zu schließen, resp. zu erweitern, was ein Blick auf Taf. V, Fig. 54 ja zur Genüge klarlegt. Der schließende Muskel (152) geht von der Bauchseite des letzten Ringes aus an den vorderen (inneren) Klappenrand, der Öffner (155) von der dorsolateralen Fläche aus, und ist seitlich nahe der Außenspalte der Klappe angeheftet. —

Merkwürdigerweise findet sich eine ähnlich gebaute Afteröffnung bei *Trithyreus*, obschon derselbe als Vertreter der *Schizopeltidia* keine solchen, und soweit ich weiß, überhaupt keine Pygidialdrüsen besitzt. Der Anus ist bei dieser Form von ähnlicher Breite wie bei *Thelyphonus* und läßt an beiden Seiten ebenfalls je einen kleinen, klappenartigen Lappen erkennen, (Textfig. 45 ankl), dessen Vorhandensein die Annahme nahelegt, daß die *Schizonotiden* von *holopeltiden* Pedipalpen-Ahnen der *Thelyphonus*-Reihe abstammen, die bereits im Besitze von Afterdrüsen waren.

IX. Die Coxaldrüsen.

Die Coxaldrüsen der beiden Hauptvertreter der Pedipalpen, der *Thelyphoniden* und *Tarantuliden*, wurden zuerst von Blanchard in seiner bekannten Monographie als „Glandes stomacales“ beschrieben und abgebildet. Nachdem dann Ray Lankester (38) diese von Blanchard und Newport (46) auch von den *Scorpionen* und den *Theraphosiden (Mygale)* beschriebenen Drüsen in ihrer wirklichen Bedeutung als Coxaldrüsen erkannt hatte, lag es nahe, auch die glandes stomacales jener *Pedipalpen* als Coxaldrüsen aufzufassen, ohne daß eine abermalige Entdeckung derselben durch Sturany (64), die sich für die oben genannten Arachniden übrigens auch Ray Lankester zuschreibt, nötig gewesen wäre. Die Coxaldrüsen der *Palpigraden (Koenenia)* wurden von Grassi (26) als „Krohnsche Drüsen“ beschrieben, ein Irrtum, den bereits Hansen und Sörensen (29) richtig stellten; den vollständigen Verlauf derselben vermochte ich erst auf Grund eines umfangreichen Materiales festzustellen (13). Daß endlich auch den *Tartariden (Trithyreus)* das für die Pedipalpen typische Coxaldrüsenpaar zukommt, war zu erwarten, doch fehlte es bisher an einer diesbezüglichen Angabe.

Die Coxaldrüsen treten uns bei den verschiedenen 4 Formen der Pedipalpen in 3 verschiedenen Gestalt- und Lagerungsverhältnissen entgegen. Stimmen *Uropygi* und *Amblypygi* darin überein, daß bei ihnen dieselben ausschließlich im Prosoma gelegen sind, während sich bei *Koenenia* die Coxaldrüse bis ins 3. mesosomale Segment erstreckt, so weichen andererseits die *Amblypygen* insofern von den übrigen Pedipalpen ab, als bei ihnen die eigentliche Drüse auf dem Entosternum ruht, während sie sonst seitlich von diesem zu liegen pflegt.

Einen einfachen, nur im mesosomalen Abschnitt wenig gewundenen Schlauch stellt die Coxaldrüse von **Koenenia** (*mirabilis* Grassi und *wheeleri* Rucker) dar (Textfig. 39, 40, cdr). Er beginnt innen an der Basis der Coxa der 3. Extremität, steigt zunächst ein wenig empor, um dann etwa auf gleicher Höhe mit dem Entosternum nach hinten, unter dem prosomalen Darmdivertikel hindurch, zu verlaufen. Die beiderseitigen Drüsenschläuche laufen im hinteren Teil des Prosoma annähernd parallel; im Mesosoma liegen sie außerhalb der ersten beiden Dorsoventralmuskelpaare und unter dem Darmkanal; ihre Hauptrichtung ist hier wie im vordersten Drittel eine divergierende. Sie reichen fast bis ans 3. Dorsoventralmuskelpaar nach hinten, wo sie (bei *K. mirabilis*) umbiegen und einen kurzen inneren blinden Ast bis etwa an den 2. Dorsoventralmuskel nach vorne zurücksenden (Textfig. 39, 93, 94).

Wie ich schon früher (13) kurz mitteilte, können wir an der Coxaldrüse von *Koenenia* 3 hinter einander gelegene Abschnitte unterscheiden. Der vorderste wird von dem Ausführungsgang gebildet; die Zellen desselben sind nicht gegen einander abgegrenzt, ihr Plasma färbt sich ziemlich gleichmäßig, ihre Kerne sind ziemlich chromatinreich (Taf. III, Fig. 29a). Der mittlere Abschnitt reicht bis an den Vorderrand des 2. Hinterleibssegmentes. Zellgrenzen ließen sich in ihm auch nur selten wahrnehmen; das Plasma dieser Zellen färbt sich mit Kernfarbstoffen sehr intensiv und ist bei sehr starken Vergrößerungen grobkörnig, nahe dem Lumen des Drüsenschlauches übrigens meist etwas heller als am Außen-

rande. Die länglichen Kerne sind sehr schwer zu erkennen, dunkel gefärbt und chromatinreich. Oft beobachtete ich hie und da im Plasma helle vakuolenartige Bildungen (Taf. III, Fig. 29 b und c). Im 2. Hinterleibsringe schließt an den zweiten unmittelbar der dritte Abschnitt an (Taf. III, Fig. 30 b, Textfig. 92). Im Gegensatz zu den Zellen des ersteren sind die seinen durch Kernfarbstoffe kaum zu färben. Zellgrenzen konnten zwischen ihnen stets deutlich nachgewiesen werden. Ihre Kerne sind relativ größer, färben sich aber weniger stark, ihr Plasma ist gleichmäßig, relativ gröber granuliert, doch sind die Granula hell und nur schwer zu erkennen. Die Zellen des letzten Abschnittes sind abgesehen von den Eizellen und vielleicht auch den Fettzellen die größten des Körpers. Das Lumen der Coxaldrüse ist in den beiden hinteren Abschnitten im Querschnitt rundlich, im Ausführungsgange während der Ruhe dreieckig oder kreuzförmig.

Den mesosomalen Teil des mittleren Abschnittes fand Miss A. Rucker (57) unabhängig von mir bei *K. wheeleri*, den hinteren Abschnitt hat sie aber gänzlich verkannt und beim Weibchen sicher als Ovidukt, beim Männchen wahrscheinlich als Vas deferens beschrieben. Aus meinen Figuren geht aber zur Genüge die Zusammengehörigkeit der fraglichen Schläuche hervor.

In der Ausbildung dreier, hinter einander gelegener Abschnitte in der Coxaldrüse stimmt *Koenenia* mit den *Opilionen* überein. Eine Sekretion vermitteln jedenfalls beide hinteren Abschnitte, und die Tatsache, daß die bei allen übrigen Arachniden (mit Ausschluß der *Opilionen* und (?) *Milben*) ganz auf das Prosoma beschränkte Coxaldrüse hier bis ins 3. Hinterleibssegment hineinreicht, hängt vermutlich mit dem Verlust der sogenannten Malpighi'schen Gefäße zusammen, welche sonst gerade im Fettgewebe des Hinterleibes entwickelt sind.

Bei den **Thelyphoniden** beginnen die Coxaldrüsen gleichfalls mit einem einfachen Schlauche an der Basis der Coxa der 3. Extremität (Taf. II, Fig. 8 cdrag), welcher den Ausführungsgang der großen, vielfach gewundenen und vom 4. bis ins 6. prosomale Segment sich erstreckenden Drüsen darstellt. Diese liegen, wie bereits erwähnt, seitlich von den beiden Längsstämmen des Entosternums, ventral von den dorsolateralen Apophysen desselben, sowie vom Darmkanal und seinen Divertikeln. Jenen Ausführungsgang hat schon Laurie (41) gesehen, wenn er auch die schon vorher von Adamsamer (1) entdeckte Öffnung desselben nicht hat wiederfinden können. An der Außenseite erscheint die Coxaldrüse oft in 2 oder 3 Zipfel ausgezogen, welche bindegewebiger Natur sind und nur zur Befestigung des Organes dienen. Die Drüse ist übrigens, was bereits Sturany (64) erwähnt hat, ganz von einer bindegewebigen Hülle umgeben. Auf Schnitten erhielt ich ähnliche Bilder, wie sie Sturany für *Euscorpio carpathicus* (L.) gegeben hat. Große, rundliche, chromatinarme Kerne lagen in einer protoplasmatischen inneren Schicht ohne Zellgrenzen, während die äußere Schicht der Schläuche jene eigenartige „corticale Streifung" aufwies.[1] Ich vermute, daß der normale Drüsenzellbau ein anderer ist, und daß das Fehlen von Zellgrenzen in der inneren Schicht eine Folge nicht besonders guter Konservierung ist.

Die Coxaldrüsen der **Schizopeltidia** (*Trithyreus cambridgei* [Thor.]) stimmen im wesentlichen ganz mit denen der *Thelyphoniden* überein. Ihre Lagerung und der Bau der leider bei dem

[1] Die Vermutung Loman's (42), daß wohl bei allen Arachniden die „corticale Streifung" der Coxaldrüsenzellen zu finden sei, ist somit im Hinblick auf *Koenenia* und die *Notostigmata* With nicht ganz eingetroffen.

einzigen untersuchten Exemplar ungünstig erhaltenen Drüsenzellen ist bei beiden Formen gleich, nur die Zahl der Windungen des Drüsenschlauches ist bei *Trithyreus* gemäß seiner bedeutend geringeren Größe kleiner; auf meinen *Trithyreus*-Querschnitten fanden sich höchstens 3 Schlauchwindungen der Coxaldrüse neben einander liegend (Textfig. 72—75).

Die Coxaldrüsen der ***Amblypygen*** stehen an Größe denjenigen der *Thelyphoniden* nicht nach, ihre Gestalt ist aber entsprechend der relativen Breite des Prosoma eine andere (Taf. II, Fig. 11). Sie ruhen, wie bereits mitgeteilt wurde, auf den breiten seitlichen Flächen des Entosternums, und die seitlichen dorsalen Apophysen desselben durchsetzen mit Ausnahme des vordersten Paares die Drüsenkomplexe, ein Faktum, welches in der nachträglichen Aufwindung des einfachen, unverzweigten Drüsenschlauches seine Erklärung findet. Einige bindegewebige Stränge dienen seitlich noch der Fixierung des Organes. Sein Ausführungsgang, den man bisher bei erwachsenen Tieren noch nicht beobachtet hat, beginnt am vorderen Ende der Drüse, seitlich vom ersten dorsalen Apophysenpaar des Entosternums, und steigt zwischen den Muskeln 45 und 46 hindurch hinab an den inneren Basalzipfel der Coxa des 3. Beinpaares (Taf. II, Fig. 11).

Die Drüsenzellen zeigen einen ganz anderen Bau als bei den *Thelyphonen* oder *Koenenia*. Wie es schon Gough (24) von seinen ältesten Embryonen von *Admetus pumilio* Koch beschrieben hat, sind bei den *Tarantuliden* die Coxaldrüsenzellen deutlich gegen einander abgegrenzt und bilden ein hohes cylindrisches Epithel (Taf. III, Fig. 28). Ihr äußeres Drittel etwa nimmt die auch hier vorhandene „corticale Streifung“ ein, in der die Zellgrenzen undeutlich sind. Die runden, stets mit nur 1 Nukleolus versehenen Kerne liegen in dem grob alveolär gebauten Plasma der Streifungszone der Drüsenzellen an; sie nehmen mithin eine andere Lage ein als bei den jungen Tieren Gough's, bei denen die Coxaldrüse offenbar noch nicht fertig entwickelt war. —

Die Öffnung der Coxaldrüsen liegt jederseits am Innenrande der Basis der Coxa der 3. Extremität und stellt einen schmalen, stigmenartigen Spalt dar (Textfig. 46—48). Bei

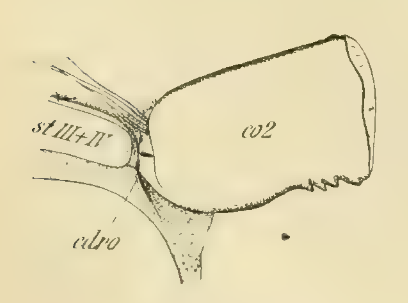


Fig. 46.

Thelyphonus caudatus (L.).

Linksseitige Coxaldrüsenöffnung und die angrenzenden Körperpartien, schematisiert.

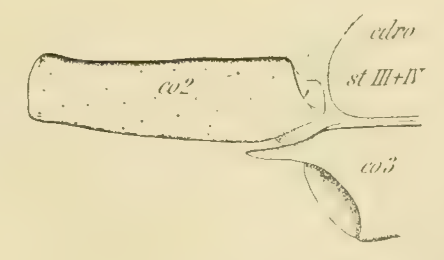


Fig. 47.

Trithyreus cambridgei (Thor.) ♀.

Dasselbe wie in Textfig. 46, doch von der rechten Körperseite nebst einer Partie der Hüfte der 4. Extremität.

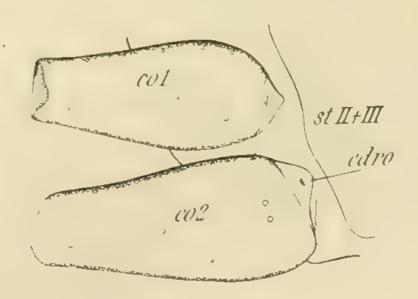


Fig. 48.

Koenenia mirabilis (Gr.) ♀.

Dasselbe wie in Textfig. 47, doch ist die Hüfte der 2. Extremität mitgezeichnet.

den *Thelyphoniden* ist sie am leichtesten und sichersten nachzuweisen und wurde hier zuerst von Adamsamer entdeckt; bei *Trithyreus* ist ihre Lage eine ganz entsprechende, desgleichen bei *Koenenia*, wo der Spalt nur infolge der Zartheit des Integumentes leicht übersehen wird.

Bei den *Tarantuliden* fand sich ein gleichliegender, schmaler Spalt am innersten Zipfel der Coxa des 3. Beines, doch bin ich hier nicht ganz sicher, ob derselbe tatsächlich die Coxaldrüsenöffnung darstellt, da er mir geschlossen zu sein schien; immerhin muß sich in seiner Nähe die wirkliche Öffnung befinden, da innen der Drüsenausführungsgang auf ihn hindeutet.

Die starke Entwicklung der Coxaldrüsen der Pedipalpen, für welche in 3 Fällen sicher die richtige Außenöffnung festgestellt werden konnte, spricht entschieden dafür, daß dieses Organ während des postembryonalen Lebens als Exkretionsorgan normal tätig ist. Wie die Malpighischen Gefäße die Exkretion für Meso- und Metasoma vermitteln, so besorgt dies für das Prosoma das Coxaldrüsenpaar, welches innerhalb der Ordnung der Pedipalpen ein einheitliches Schlauchsystem darstellt, das morphologisch dem Segment des 3. Extremitätenpaares angehört.

X. Die Atmungsorgane.

Schon seit langer Zeit ist es allgemein bekannt, daß die Pedipalpen, speziell die *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* zwei „Lungenpaare" besitzen, zu denen durch breite Spaltöffnungen, welche am Hinterrande des 2. und 3. mesosomalen Segmentes liegen, die Luft Zutritt hat. Bei *Trithyreus* ist nur das dem Genitalsegment angehörige Lungenpaar vorhanden, und „internal organs", welche Pocock (50) für Homologa der 3 hinteren Lungenpaare der *Scorpione* halten zu können glaubte, sind bei *Trithyreus cambridgei* nicht ausgebildet, und sollten sie bei anderen Arten dieser Gruppe wirklich vorkommen und, wie Pocock angibt, dem 4. bis 6. Segment angehören, so dürfen wir in ihnen vorläufig vielleicht nur die Homologa der bei einigen *Koenenien* ebenfalls im 4.—6. Segment beobachteten Ventralsäckchen erblicken. Atmungsorgane, welche denen der anderen Pedipalpen gleich zu setzen sind, fehlen endlich den *Palpigradi (Koenenia)*, wie es ihr Entdecker, B. Grassi, schon angab; und da wir den Mangel derselben nicht als etwas primäres, sondern nur als eine sekundär durch Reduktion erworbene Eigenschaft ansehen können, so würde es sich fragen, ob *Koenenia* ehemals Lungen oder Tracheen besessen hat, eine Frage, welche vorläufig nicht sicher zu beantworten ist. Auf Grund der vielseitigen verwandtschaftlichen Beziehungen, welche *Koenenia* zu den echten Pedipalpen, speziell den *Schizopeltidia* aufweist, möchte ich annehmen, daß die Vorläufer der heutigen *Koenenien* im Besitze von Lungen gewesen sind. *Trithyreus*, der ja nur noch eins der beiden Lungenpaare der größeren Pedipalpen hat, führt uns gewissermaßen schon die angenommene Reduktion vor Augen.

Das Bauprinzip der Pedipalpen-Lunge ist dasselbe wie das der Lungen anderer Arachniden, auch ihre Entwicklung zeigt nach den Untersuchungen Laurie's (41), Pereyaslawzewa's (47) und Gough's (24) die gleichen Verhältnisse wie sie von den übrigen lungenatmenden Arachniden bekannt sind.

Wenn nun auch die embryologischen Untersuchungen des letzten Jahrzehntes endlich die Homologie der *Limulus*-Kiemen und der *Arachniden*-Lungen unzweifelhaft erwiesen haben, so erleidet doch die in beiden Fällen ursprünglich gleiche Lagerung der einzelnen Kiemen-, respektive Lungenlamellen bei den ausgebildeten Tieren der *Scorpione*, *Pedipalpen* (exklusive

Trithyreus?), *Tetrapneumonen* und einigen (allen?) *Dipneumonen* eine Abänderung, die man bisher noch nicht gewürdigt zu haben scheint. Zwar hat Blanchard die Lagerung der Lungenlamellen bei *Scorpionen*, *Pedipalpen* und *Theraphosa* (*Mygale*)[1] bereits vollkommen richtig erkannt und abgebildet, und Laurie (41) beschreibt im Anschluß an diesen Forscher dieselbe Anordnung der Lamellen bei *Mastigoproctus* Poc. Trotzdem finden sich in den meisten Lehrbüchern die Lungenschemata von Mac Leod (44), welche mithin für die meisten lungenatmenden Arachniden nicht zutreffend sind, und auch unter manchen *Dipneumonen* nicht, wenn überhaupt, verwirklicht sind, da Mac Leod die Lagerung der Lamellen als vollkommen mit derjenigen der *Limulus*-Kiemen übereinstimmend angenommen hat.

Aus diesem Grunde dürfte eine genauere Beschreibung der Verhältnisse, welche uns im Bau der ausgebildeten Lungen der *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* entgegentreten, nicht überflüssig sein; zum Verständnis derselben sind einige Schemata beigefügt, die zwar jenen der klassischen Arbeit Mac Leod's ähnlich sind, in denen aber der oben berührte Fehler vermieden worden ist. Endlich hat man einen für das Verständnis der Respiration wichtigen Faktor, wenigstens bei den Pedipalpen nicht berücksichtigt, nämlich das Vorhandensein von Muskeln, welche an den Lungenlamellen inserieren und offenbar für die Zirkulation des Blutes innerhalb der Lamellen von Bedeutung sind.

An den Lungen der Pedipalpen (und auch der übrigen Arachniden [*Scorpiones*, *Araneae*]) müssen wir zunächst zwei Abschnitte unterscheiden: einmal die äußere Luftkammer (vestibule pulmonaire Mac Leod's), welche sich durch ein breites, spaltförmiges „Stigma" oder „Pneumostom" (Blanchard) nach außen öffnet, und zweitens die Lamellen, zwischen denen sich die eigentlich respirierenden inneren Luftkammern, wenn man so sagen will, befinden. Die äußere Luftkammer erscheint nach Abtrennung der Lamellen, welche von ihr ausgehen, als ein hohles, verschieden gestaltetes Apodem. Bei den *Thelyphoniden* verlängert sie sich außenseitlich in einen blinden, geraden oder geschweiften Zipfel, der auf Querschnitten, die unterhalb seiner vorderen Spitze geführt sind, wie eine platte Trachee mit verdickten Wänden aussieht (Textfig. 51, 61, 78a, 107). Dieser außenseitliche Zipfel der äußeren Lungenhöhle findet sich auch bei *Trithyreus* und weniger deutlich ausgeprägt, und meist kürzer, bei den *Tarantuliden*; nach Blanchard scheint er bei *Theraphosa* gleichfalls nur kurz zu sein. Die äußere Luftkammer ist stets stärker chitinisiert wie die Lamellen und namentlich bei den *Thelyphoniden* mehr oder weniger stark pigmentiert, so daß sie bei der Präparation sehr leicht auffällt (cf. Taf. V, VI, Fig. 57—60, 76, 80). Im Bereiche des Pneumostoms geht die hintere Wand der äußeren Luftkammer in das dritte, resp. vierte Sternit des Hinterleibes, die vordere Wand in den stark chitinisierten Umschlag des sogenannten Genitaloperculums und somit auch in dieses, oder in das 3. Sternit über (cf. Schema Textfig. 50 und 52), je nachdem wir das 1. oder 2. Lungenpaar vor uns haben.

Die vordere Wand ist nun gewissermaßen gitter- oder rostartig durchbrochen und die durchbrochenen Stellen sind die spaltförmigen Öffnungen der zwischen den hier ansitzenden Lungenlamellen sich ausdehnenden inneren Luftkammern (Taf. V, VI, Fig. 58, 60, 76, alfk). Diese Spalten sind, wie es aus den verschiedenen Figuren zu ersehen ist, annähernd senk-

[1] Von einer anderen *Aranee* bildet auch Bertkau (7) die Lungenblätter in derselben Lagerung ab, und diesem Forscher würde es sicher nicht entgangen sein, wenn die Lamellen in der von Mac Leod angegebenen Weise gelagert wären.

recht gestellt, nicht selten ein wenig von unten nach oben einwärts neigend. Sie finden sich bis ziemlich an das vordere Ende der außenseitlichen Zipfel der äußeren Luftkammer, liegen aber dort zuletzt annähernd horizontal, sodaß auch die hier inserierenden Lamellen horizontal gelagert sind. Die Mehrzahl der Lungenlamellen nimmt aber eine ihrer Insertion entsprechende mehr oder weniger schräg vertikale Lage ein, sodaß wir naturgemäß andere Schemata erhalten, als wie sie uns von Mac Leod gegeben worden sind. Die Zahl der Lamellen ist eine sehr bedeutende, beide Lungenpaare haben für gewöhnlich annähernd die gleiche Größe, doch ist nicht selten das vordere Paar etwas kleiner ausgebildet als das hintere (cf. Taf. V, VI, Fig. 57, 59, 63).

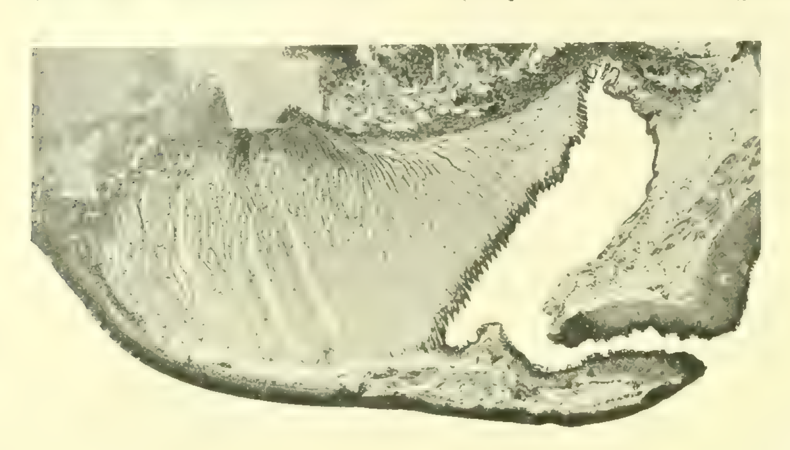


Fig. 49.
Thelyphonus caudatus (L.) ♀.
Querschnitt durch die rechte vordere Lunge im Bereiche des Pneumostoms; oben in der Mitte etwa findet man geronnenes Blut zwischen den einzelnen Lungenblättern. Nach einer Photographie.

Wichtig ist nun, daß sich an das Vorderende der Lungenlamellen Muskelfasern anheften, welche zum vorderen Paar von der Bauchplatte des Genitalsegmentes, zum hinteren Paar von der hinteren Wand der äußeren Luftkammer des ersten Lungenpaares abgehen (Taf. V, Fig. 58, 60, No. 170 u. 171).

Die Muskelfasern des vorderen Muskels sind relativ lang, die des hinteren dagegen sehr kurz, und während ich die letzteren nur bei *Mastigoproctus giganteus* (H. Luc.) ♀ deutlich erkennen konnte, fand ich die ersteren auch bei *Thelyphonus caudatus* L. ♀. Wahrscheinlich finden sich diese Muskeln auch im männlichen Geschlecht und vielleicht auch bei den *Tarantuliden*, wo ich sie bisher nicht gesehen habe. Bei diesen Formen (Taf. II, V, VI, Fig. 14, 63, 89) fanden sich dagegen andere Muskeln, welche von der Körperseitenwand an die Hinterwand der äußeren Luftkammer ziehen (135a, 136a) und eine Erweiterung derselben ermöglichen dürften. Ein vermutlich dem gleichen Zwecke dienender zarter Longitudinalmuskel (149) liegt ferner noch zwischen der Hinterwand der äußeren Luftkammer des zweiten Lungenpaares und dem Vorderrande des 5. opisthosomalen Sternits bei mehreren *Tarantuliden (Damon variegatus, Charon grayi, Tarantula marginemaculata,* Taf. II, V, Fig. 14, 63). In ähnlicher Weise heftet sich bei den *Thelyphoniden* (cf. Taf. II, V, Fig. 13, 57) der entsprechende Longitudinalmuskel (138), der vom Vorderrande der 5. Bauchschiene ausgeht, etwa mit den seitlichen Dritteln seiner Breite an den Hinterrand des hinteren Lungenapodemes, ob er dort aber gleichzeitig einen Dilatator der äußeren Luftkammer darstellt oder nicht, muß vorläufig unentschieden bleiben.

Nach Kenntnisnahme dieser, ich möchte sagen makroskopischen morphologischen Verhältnisse können wir uns leicht die Schemata, welche durch die drei Hauptebenen des Körpers geführte Schnitte darstellen, erklären. Das erste Schema (Textfig. 50) erhalten wir bei einem etwas schräg gerichteten Sagittalschnitt, der durch die Mitte des Pneumostoms geht. Von letzterem aus (pnst) gelangen wir in die noch ziemlich stark chitinisierte äußere Luft-

kammer (alfk) und aus dieser durch die oben beschriebene Spaltöffnung in die von den bekannten zwei zarten Lamellen umgrenzte innere Luftkammer (ilfk); Muskeln (mll) inserieren an den Lamellen, welche bei ihrer Kontraktion und Erschlaffung eine Verengerung und Erweiterung sowohl der „inneren Luftkammer" wie auch des zwischen solchen 2 Luftkammern

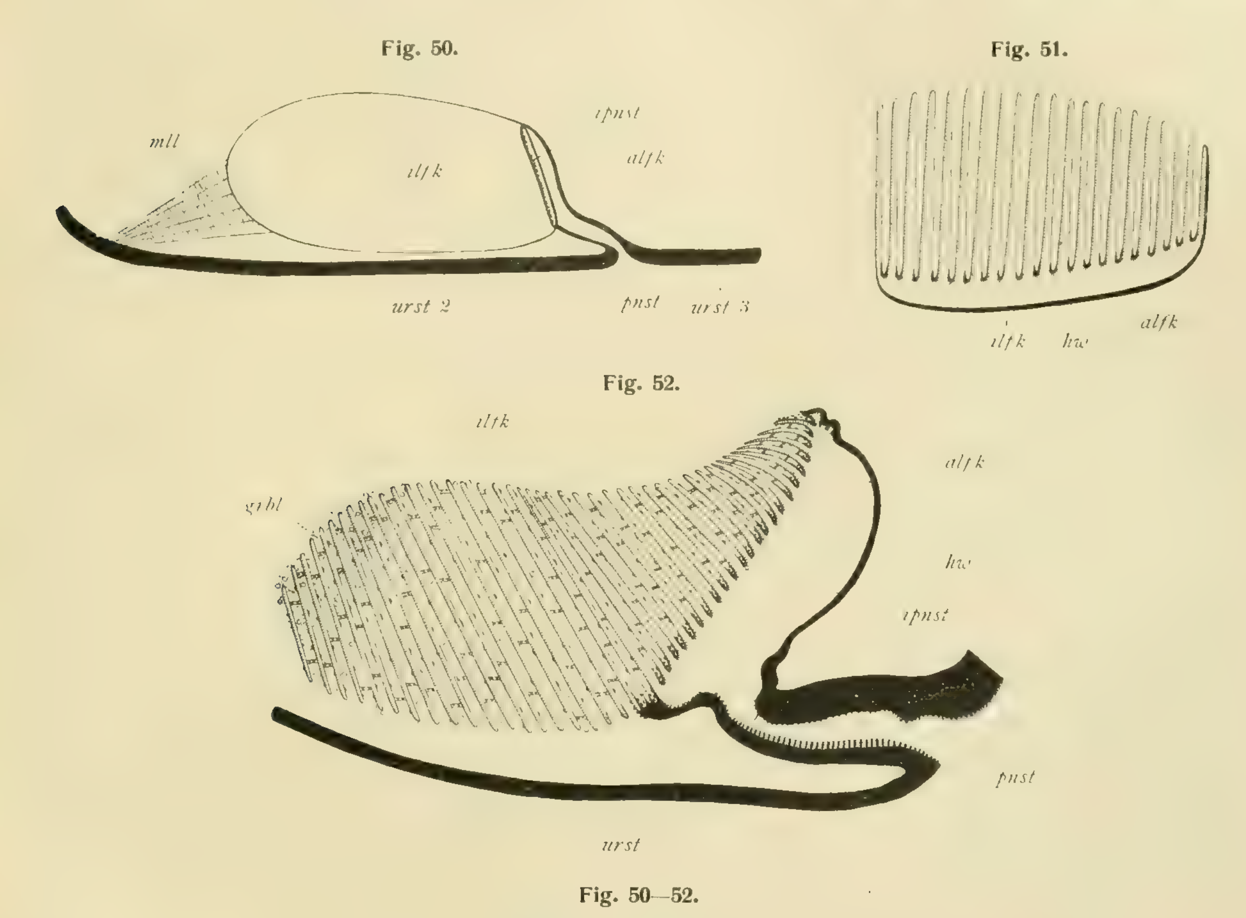


Fig. 50—52.

Thelyphonus caudatus (L.).

Schemata zur Demonstration des Lungenbaues der *Thelyphoniden* (und *Amblypygen*, wie auch der meisten *Araneen*).

50 ein parallel zu einem Lungenblatte geführter Schnitt, der das Pneumostom (pnst), die äußere Luftkammer (alfk), den Eingangsspalt in das aus zwei dünnen Lamellen gebildete Lungenblatt (ipnst), welches die innere Luftkammer (ilfk) umschließt, und die der Kontraktion und Expansion der zwischen den Lungenblättern eingeschlossenen Bluträume dienenden Muskelfasern (mll) zeigt.

51 Horizontalschnitt durch die Lunge (es sind nur wenige Blätter gezeichnet); das Pneumostom ist nicht getroffen, hw ist die hintere Wand der äußeren Luftkammer.

52 Querschnitt durch die Lunge (mit Zugrundlegung der Textfig. 49); die Lungenblätter sind schräg vertikal und nicht horizontal gelagert (mit Ausnahme der obersten) und nur ein Teil steht mit der äusseren Luftkammer direkt in Verbindung durch die mit ipnst bezeichneten Stellen; die übrigen Blätter sind mit ihr erst hinter der durch vorliegenden Schnitt getroffenen Körperpartie verbunden, der Schnitt hat ihren inneren, freien Teil getroffen. Gezeichnet sind alle wichtigen Bestandteile der *Thelyphoniden* (pp —) Lunge, von der eigentlichen Hypodermis nur die Kerne (die zahlreichen, schwarzen Punkte), außerdem die Lammellenpfeiler und auch die charakteristischen Haarbildungen der Lamellen und äußeren Luftkammer (resp. des Pneumostoms) in ihrer tatsächlichen Verteilung; hie und da finden sich zwischen den Lungenblättern Blutkörperchen und links auch eine Partie geronnenes Blut. Das alte entsprechende Schema Mac Leod's ist nicht nur bezüglich der Lage der Lamellen und des Pneumostoms, sondern auch im Hinblick auf die Muskelverhältnisse und die bisher übersehene echte Hypodermis (für die meisten Arachniden) nicht ganz zutreffend.

befindlichen Blutsinus herbeiführen. — Ein anderes Bild gewährt ein schräg durch die hintere Partie der äußeren Luftkammer geführter Transversalschnitt (Textfig. 49), der in Textfig. 52 schematisiert worden ist. Das Pneumostom ist noch schräg durchschnitten, die hintere Wand der äußeren Luftkammer ist auch hier undurchbrochen, die vordere Wand wird dagegen von den hinteren schräg angeschnittenen Lamellenbändern gebildet, welche folglich frei in die äußere Luftkammer hineinzuragen scheinen, in Wirklichkeit aber doch an ihrem oberen und unteren Rande an den Wänden der letzteren befestigt sind. Außerhalb dieser sehen wir die durchschnittenen, zu zweien miteinander verbundenen und die „inneren Luftkammern" umschließenden Lamellen liegen. — Das dritte Schema endlich (Textfig. 51) erlangt man bei Horizontalschnitten, die naturgemäß nur die mit der äußeren Luftkammer verbundenen Lamellen zeigen; das Pneumostom durchschneidet man nicht in dieser Schnittrichtung, es sei denn unterhalb der Lamellen, sodaß die Luftkammer geschlossen erscheint.

Diese 3 Schemata gelten im wesentlichen für *Scorpione, Pedipalpen* und *Araneen* (vielleicht mit Ausnahme der Mac Leod'schen Untersuchungsobjekte); ob sie auch für *Trithyreus cambridgei* Giltigkeit haben, kann ich leider nicht genau sagen; die Querschnitte, welche ich von den Lungen dieser Form besitze, scheinen mir dafür zu sprechen, daß die ursprüngliche horizontale Lagerung der Lamellen, die nur in sehr geringer Zahl vorhanden sind, ziemlich erhalten geblieben sei (cf. Textfig. 77, 78 a—c), sodaß für ihn Mac Leod's Schemata zutreffen dürften, wenn wir die spezifischen Charaktere der *Trithyreus*-Lunge auf sie übertragen. — —

Vom feineren Bau der Lungenlamellen und ihrer Zellschichten, sowie den mannigfaltigen Cutikulargebilden zumal der äußeren Luftkammer, habe ich nur wenig prinzipiell Wichtiges zu dem hinzuzufügen, was davon bereits bekannt ist.

Der Unterschied, welcher in der Dicke der Chitinschicht zwischen den Wänden der äußeren und der inneren Lufträume ausgeprägt ist, wurde oben bereits hervorgehoben. Die eigentlichen Lungenlamellen zeigen ganz den Bau, wie ihn Mac Leod in seiner klassischen Arbeit gekennzeichnet hat. Jede der beiden zu jenen flachen, inneren Luftsäcken verbundenen Lamellen ist äußerst zart und nimmt an Stärke nur in der Nähe der äußeren Luftkammer zu, was namentlich bei *Thelyphoniden* (Taf. IV, Fig. 37) auffällig ist, während es bei den *Tarantuliden* (Taf. IV, Fig. 38), bei denen die Wände der letzteren nicht sonderlich stark chitinisiert sind, weit weniger hervortritt. Die dorsale Lamelle ist wie die Vorderwand der äußeren Luftkammer mit einer enorm großen Zahl von einfachen oder zwei- bis dreispitzigen, untereinander nicht verbundenen (*Tarantula* [Taf. IV, Fig. 38]) oder mit solchen Härchen besetzt, welche sich distal mehr oder weniger stark verzweigen und deren Zweige gegenseitig zur Bildung einer „arkadischen" Struktur verwachsen. Dieser Fall liegt bei den *Thelyphoniden (Mastigoproctus* und *Thelyphonus)* vor und scheint auch sonst unter den lungenatmenden Arachniden verbreitet zu sein (man vergleiche Mac Leod [44], Vogt und Yung [70]. Da die Figuren, welche Laurie von den Cutikularbildungen der Lungenblätter des *Mastigoproctus* gegeben hat, nur mangelhaft sind, so habe ich deren drei beigefügt. Wenn wir eine der mit jenen verzweigten Haaren besetzte Lamelle, namentlich in der Nähe der äußeren Luftkammer, von unten betrachten, so erhalten wir etwa das Bild der Fig. 39, Taf. IV. Die runden Kreise [a] sind die senk-

recht stehenden Haarstämme und die zahlreichen Zweige liegen hauptsächlich in 2 Etagen, deren oberste (c, in der Figur am tiefsten erscheinend) nur teilweise angedeutet worden ist. Nach vorn, dem freien Ende der Lamellen zu, werden die Haarstämme immer kleiner, was schon Laurie bemerkt hat, auch die Verzweigungen scheinen seltener zu werden .und am äußersten Ende sogar zu fehlen. Niemals aber verwachsen jene Härchen mit der aufliegenden nackten Lamelle des nachfolgenden inneren Luftkammerfaches, wie es Laurie angibt. Ähnliche, teilweise aber weit kompliziertere Haarbildungen finden sich an der Vorderwand der äußeren Luftkammer bis zu deren oberstem Rande, sowie auch auf der ventralen Fläche derselben, während die Hinterwand bis in die Nähe des Pneumostoms nackt ist (cf. Textfig. 52). Im hinteren Teile der ventralen Wand finden sich zahlreiche schlanke, bäumchenartige Gebilde, die teilweise ziemlich groß werden. Ihre Gestalt ist aus Taf. IV, Fig. 40 deutlich zu erkennen; sie stellen gewissermaßen nur Papillen dar, welche sehr geeignet sind, die mit dem arkadischen Haargeflecht bedeckte Oberfläche der Luftkammer zu vergrößern. Gegenüber den letztgemeinten Bildungen ist das starke Integument mit nackten, spitzen, wellenartig angeordneten Fortsätzen besetzt. Nach außen gehen diese Strukturen der äußeren Luftkammer in noch andere über, um dann schließlich aufzuhören. Es müßte das Thema einer selbständigen Arbeit sein, wollte man sich weiter, als es hier andeutungsweise geschehen konnte, mit diesen Strukturen beschäftigen; es wäre ja nicht unmöglich, daß sie ähnlich wie bei den *Scorpionen* systematisches Interesse verdienen.

Über die Bedeutung dieser Cuticulargebilde scheint man sich bei den Arachniden bisher noch keine genügende Rechenschaft abgelegt zu haben. Zwar findet sich im Vogt und Yung (70, Teil II, pg. 226) die Bemerkung: „Diese nur auf der Decklamelle entwickelten Härchen verhindern ohne Zweifel das Ankleben der übereinander geschichteten Lungenblätter und sichern so die Zirkulation der Luft zwischen denselben“. Dies scheint jedoch keineswegs ihr einziger Zweck zu sein, zumal die Natur das gegenseitige Verkleben der Lungenblätter auf viel einfachere Weise hätte verhüten können. Und warum finden sich jene Gebilde auch in der äußeren Luftkammer bis an die Lippen des Pneumostoms in der oben angegebenen Verteilung? Ihr Hauptzweck ist zweifellos, die für die Respiration notwendige Luftverdichtung herbeizuführen. Ich verweise auf die sehr interessante Abhandlung Enderlein's (21) über die Respirationsorgane der *Gastriden (Diptera)*, wo dieser Forscher den sogenannten „Chitinschwamm“ des hinteren Stigmas der im Darmkanal verschiedener Säugetiere lebenden *Gastridenlarven* als einen solchen „Luftverdichtungsapparat“ erkannt hat. Da das Chitin in hohem Maße die Fähigkeit besitzt, Gase auf seiner Oberfläche zu verdichten, wovon man sich bekanntlich durch sehr einfache Versuche leicht überzeugen kann, so müssen wir die gesamten Haarbildungen der Arachnidenlungen als eine Einrichtung auffassen, die luftverdichtende Oberfläche der chitinisierten Wände zu vergrößern, und dazu ist wahrlich nichts geeigneter als eben die fraglichen Haargebilde. So verstehen wir es auch, warum dieselben zwischen den Lungenblättern in so enorm großer Zahl und auf der ganzen Fläche der einen Lamelle vorkommen: Da das Chitin das Bestreben hat, die Luft auf seiner Oberfläche zu konzentrieren, andererseits die Luft jederzeit das gleiche Mischungsverhältnis ihrer Gemengteile zu erhalten bemüht ist, so entsteht infolge der Oxydation des Blutes während der Atmung, dem damit verbundenen Sauerstoffverlust der in den inneren Luftkammern befindlichen Luft und der Kohlensäureausatmung des Tieres

ein fortwährender Luftstrom innerhalb der Luftkammern der Lungen, der in toto aufgefaßt, ein Ein- und Ausatmen bedeutet. Unterstützt wird dieser Strom dann noch durch die oben beschriebenen Erweiterungsmuskeln der Atemräume.

Merkwürdigerweise sind die Zellelemente der Lungenblätter bisher nur unvollständig bekannt geworden. Ray Lankester (37), Mac Leod (44) und neuere Autoren kennen nur jene „Stützbalken", welche zwischen je 2 Lamellen in ziemlich großer Zahl vorkommen und aus 2 oder 3 miteinander verschmolzenen Zellen gebildet werden (Taf. IV, Fig. 37, 38, lpf).[1] Sie erscheinen im Aufsichtsbilde bei schwacher Vergrößerung wie kleine runde Körperchen, die schon Blanchard gekannt hat. Nach Angabe verschiedener Autoren sollen sie eine mesodermale Herkunft haben, und nach Mac Leod, wie bei *Limulus*, einen stark lichtbrechenden, muskelfaserartigen Körper enthalten, der bei der Respirationsbewegung von Bedeutung ist. Nach den Angaben Plateau's (49) ist diese Annahme auch keineswegs unwahrscheinlich, doch erinnere ich, ohne etwa die Ansicht dieser Forscher für unzutreffend erklären zu wollen, an die oben erwähnten und sich an die Lamellen ansetzenden Muskeln der *Thelyphonus*-Lungen. Bei meinen, leider für histologische Zwecke nur ungenügend conservierten Untersuchungsobjekten konnte ich auf Schnitten nie jenen lichtbrechenden Körper in den „Stützbalken" erkennen.

Außer diesen Gebilden finden sich nun in den Lungenblättern der fertigen Pedipalpenlunge stets echte Hypodermiszellen, welche sehr flach und daher nicht leicht zu sehen sind. Hie und da findet man ihre platten Kerne (Taf. IV, Fig. 37, 38, hypk), die aber in der Nähe der vorderen Wand der äußeren Luftkammer stets zu mehreren beisammen liegen. Daß es diese Hypodermiszellen sind, welche jene Chitinlamellen und deren Haargebilde ausgeschieden haben und nicht etwa die Stützbalkenzellen, wie es Mac Leod annahm, braucht wohl kaum noch erwähnt zu werden.

XI. Das Zirkulationssystem.

Speziellere Untersuchungen über das Zirkulationssystem der Pedipalpen habe ich nicht angestellt. Soweit mir die Literatur bekannt geworden ist, hat bisher nur E. Blanchard insbesondere dem Blutkreislauf der *Thelyphoniden* eine eingehendere Darstellung gewidmet. Er beschreibt ein arterielles, sowie auch ein venöses Gefäßsystem, von dessen Vorhandensein ich mich in vielen Fällen bei *Thelyphonen* und *Tarantuliden* habe überzeugen können. Am leichtesten gelingt es noch, die direkt vom Herzen (resp. dem Pericard) und seiner vorderen Verlängerung, der aorta cephalica, abgehenden Arterien zu präparieren; ebenso sind die pneumocardialen Venen des Opisthosoma, welche das oxydierte Blut von den Lungensäcken teils direkt, teils durch Vermittlung eines ventralen und der von diesem abgehenden lateralen

[1] Allerdings scheinen auch Berteaux (6) und A. Schneider (60) bereits die echten Hypodermiselemente der Lungenblätter gefunden zu haben, wenn sie aber annehmen, daß die Hypodermis im Bereich der Lungen diskontinuierlich sei, so steht das im Widerspruch zu den tatsächlichen Bauverhältnissen der Arachnidenlungen. Das Epithel ist zwar sehr flach, aber stets kontinuierlich. Schneider's Anschauungen über die Blutzirkulation innerhalb der Lungen sind — wenigstens für die *Pedipalpen* — nicht haltbar.

Gefäße unter der Hypodermis, d. h. außerhalb jenes voluminösen durch die Chylusläppchen der Darmdivertikel, den Malpighischen Gefäßen und dem Fettgewebe gebildeten Organkomplexes, dem Perikard zuführen, ohne besondere Schwierigkeit zu erkennen. Die von Ray Lankester und seinen Schülern (40) von *Limulus* und *Scorpionen* zuerst beschriebenen Pericardioventral-Muskeln finden sich gleichfalls bei den Pedipalpen, wo sie bei *Thelyphonen* und *Tarantuliden* eine ähnliche Lagerung zu den tergosternalen Muskeln einnehmen, wie es für die *Scorpione* zutrifft. Bei *Trithyreus cambridgei* und *Koenenia mirabilis* habe ich vergeblich nach ihnen gesucht.

Das Herz stellt hier bekanntlich, ähnlich wie bei den *Scorpionen*, einen langgestreckten Schlauch dar, der sich nach hinten bis zwischen die beiden letzten Dorsoventralmuskelpaare (bei *Thelyphoniden* und *Amblypygen* bis an den Vorderrand des 8., bei *Trithyreus* des 7, bei *Koenenia* wahrscheinlich nur bis an den Hinterrand des 5. Segmentes) ausdehnt, wo er sich bis in die Arteria caudalis unmittelbar verlängert. Der prosomale Abschnitt des Herzens scheint nur bei den *Thelyphoniden* noch als solches angesprochen werden zu können, indem er 2 allerdings weniger auffällige und bisher vermißte Ostiolenpaare trägt, deren eines eben vor dem 1. Dorsoventralmuskelpaar des Hinterleibes, deren zweites etwa in der Mitte zwischen jenem und der die Basis des Oberschlundganglions umfassenden Gabel der Aorta cephalica gelegen ist (Textfig. 53). Bei den *Tarantuliden* fanden sich keine Ostiolen mehr in der prosomalen Herzverlängerung, welche folglich in gleicher Weise, wie bei den *Araneen*, mit Recht den schon lange gebräuchlichen Namen der Kopfaorta verdient. Dies gilt übrigens auch für die *Tartariden (Trithyreus)*.

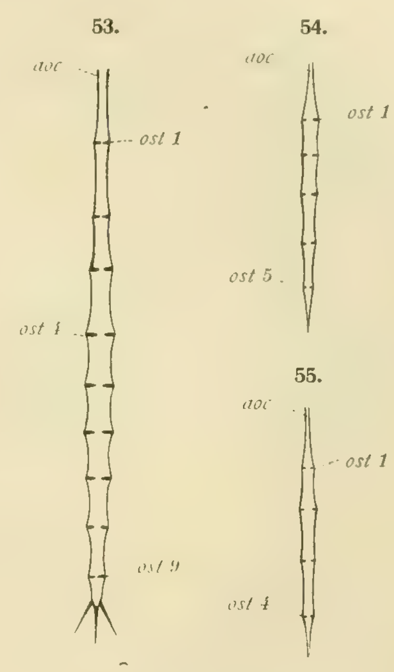


Fig. 53.
Schema eines *Thelyphoniden*-Herzens; die Aorta cephalica (aoc) ist eben vor ihrer Gabelung (dicht hinter dem Oberschlundganglion) abgeschnitten.

Fig. 54.
Dasselbe v. *Trithyreus cambridgei* (Thor.) ♀.

Fig. 55.
Dasselbe von *Koenenia mirabilis* (Gr.) ♀.

Die Zahl der Ostiolenpaare beträgt im Hinterleibe bei den *Thelyphoniden* 7, bei den *Tarantuliden* 6, bei *Trithyreus* 5 und bei *Koenenia* vermutlich, nach Untersuchung lebender Objekte, nur 4. Die *Thelyphoniden,* welche in der Zahl ihrer Herzkammern jedenfalls noch die ursprünglichsten sein dürften, zeigen am Herzen mithin noch 9 Ostiolenpaare.

Daß auch *Koenenia* im Besitze eines dem der anderen Arachniden vergleichbaren Herzens ist, wurde neuerdings von Miss Rucker (57), trotz der Angabe Grassi's (26), welcher die Pulsation des Herzens beobachtet haben will, bestritten. Die amerikanische Forscherin sagt: „its definite heart has not yet made its appearance", eine Anschauung, zu der sie sich offenbar nur hat verleiten lassen, weil sie, wie auch Grassi, in *Koenenia* „the most primitive of all Arachnoidea" erblickt hat. Die Unrichtigkeit dieser Annahme, speziell der Herzlosigkeit von *Koenenia (mirabilis)*, geht jedoch aus meinem Funde unzweifelhaft hervor. Auf Querschnitten, etwa in der Region des 3. und 4. Hinterleibsringes, findet man bei gut konservierten Individuen und geeigneten Färbungen das Herz stets in Form eines kleinen, aus

1 oder 2 Zellen gebildeten Ringes (Textfig. 93—96, 98 hz). Daß aber, selbst wenn *Koenenia* wirklich kein Herz hätte, ein solches Verhalten auf keinen Fall etwas sehr Ursprüngliches sein könnte, braucht wohl nicht weiter ausgeführt zu werden. Ob übrigens Grassi das wirkliche Herz von *Koenenia* gesehen hat, welches sich nach ihm „in corrispondenca dell' addome e della parte posteriore del cefalotorace" durch Pulsation ausgezeichnet haben soll, erscheint mir zweifelhaft. Mir gelang es an lebenden Koenenien nicht, eine eigentliche Herzpulsation zu konstatieren, wenn ich auch das Herz in der Ausdehnung der Textfig. 39 habe sehen können, eine Beobachtung, deren Richtigkeit mir die später vorgenommenen Schnittserien gezeigt haben. Im Prosoma fiel mir aber jene merkwürdige rhytmische Bewegung auf, die durch eine regelmäßige, bisweilen jedoch unterbrochene und dann wieder beschleunigte Kontraktion und darauf folgende Erweiterung des prosomalen Darmdivertikels erzeugt wurde. Vielleicht ist diese Schluckbewegung es gewesen, welche Grassi zu seiner Aussage geführt hat. —

Besonders kräftig fand ich bei den *Uro-* und *Amblypygen* nur die Ringmuskelschicht des Herzens entwickelt, während eine ausgesprochene Längsmuskelschicht zu fehlen scheint; nur wenige, zarte, längsgerichtete Fasern, deren muskulöse Natur sich nicht sicher feststellen ließ, fand ich dorsal über den Ringmuskeln gelegen. In der Umgebung der Ostiolen haben diese einen sehr charakteristischen Verlauf, indem sich stets je 2 Fasern zu einer Schleife zusammenlegen, und nehmen an der Bildung der Ostiolenklappen teil.

XII. Die Ventralsäcke des Mesosoma.

Das Verdienst, zum erstenmal bei einem unzweifelhaften Vertreter der Arachniden ausstülpbare Ventralsäckchen beobachtet zu haben, hat W. M. Wheeler (74). Seine Entdeckung bezog sich auf *Koenenia wheeleri* Rucker, welche von Wheeler ursprünglich für *K. mirabilis* gehalten worden war. Der Fund Wheeler's erregte ein umso berechtigteres Aufsehen, als ähnliche Ventralsäcke sonst nur von *Myriopoden* und *Hexapoden* bekannt geworden waren. Ihr Entdecker nannte sie „Lung-books" oder „Lung-sacs".

Hansen (30) fand diese lung-sacs noch bei einigen anderen *Koenenia*-Arten, und kritisierte gleichzeitig die Ansicht Wheeler's, daß diese Organe als die Vorläufer der Lungen oder Tracheen zu betrachten seien, was auch ich in keiner Weise glauben möchte. Auch bestritt er die Angaben Wheeler's und Rucker's, denen zufolge die Dorsoventralmuskeln die Wiedereinstülpung der „lung-sacs" besorgen sollten, ohne jedoch die wirklichen Retraktormuskeln derselben gefunden zu haben.

Zu gleicher Zeit etwa fand ich bei verschiedenen *Tarantuliden* ein Paar ausstülpbarer Ventralsäcke, deren Lage zwar nicht mit derjenigen eines der drei Säckchenpaare der ausgewachsenen *Koenenia wheeleri* übereinstimmt, aber deshalb umso interressanter ist, als sie dem 3. mesosomalen Segmente angehören, in dem außerdem das 2. hintere Lungenpaar gelegen ist. Diese Tatsache spricht somit entschieden gegen die von Wheeler eingeleitete und von Miß Rucker noch etwas weiter ausgeführte Ansicht. Die Ventralsäcke der *Pedipalpen*, wie ja auch jene der verschiedenen *Ateloceraten*,

sind keine ursprünglichen Bildungen, sondern neuerworbene Organe, die bei den ersteren keinenfalls mit primären Respirationsorganen in Beziehung zu bringen sind.

Die Ventralsäcke der **Amblypygen** finden sich (stets nur in einem Paar) bei allen *Phrynichinae* Sim. und *Charontinae* Sim. mit Ausnahme der Gattungen *Charinus* E. Sim. und *Catagius* Thorell, kleiner Formen, bei denen wir wohl eine Rückbildung der fraglichen Organe annehmen dürfen. Eine ähnliche Rückbildung trifft auch für *Damon variegatus* (Perty) zu, welche bei dieser Art jedoch nur die eigentlichen Säckchen betroffen hat.

Wir unterscheiden nämlich außer den eigentlichen, ausstülpbaren Säckchen noch je 1 „Deckplättchen", die am Hinterrande der Bauchschiene des 3. Hinterleibsringes dicht nebeneinander liegen (Taf. IV, Fig. 31, dp). Diese Deckplättchen wurden von Kraepelin (35b, 36), der merkwürdigerweise zwar von ihnen, aber nicht auch von den Säckchen Kenntnis genommen hat, als „abgegliederter Randsaum" oder „Randplättchen" bezeichnet, und der Gedanke, daß wir es in den „Deckplättchen" mit Schnürstücken des entsprechenden Urosternits zu tun haben, ist sicherlich nicht von der Hand zu weisen.

Die beiden Säcke, welche man nicht selten an den in Alkohol konservierten Tieren weit ausgestülpt findet, können eine ziemlich ansehnliche Größe erreichen (Taf. IV, Fig. 32, 34, vnts); wenn sie ausgestülpt sind, fallen sie schon dem unbewaffneten Auge bei den größeren Arten auf. Ihr Integument ist sehr zarthäutig und unpigmentiert; auch fehlen Porenkanäle in demselben, wenn ich nach den diesbezüglich von mir untersuchten Säckchen von *Phrynichus reniformis* (L.) einen Schluß ziehen darf. Die Hypodermis zeigt überall einen normalen, nicht drüsigen Charakter (Taf. IV, Fig. 33); ihre Kerne sind relativ groß und chromatinreich.

Die Ausstülpung der Säckchen erfolgt durch den Blutdruck, der seinerseits durch die Tätigkeit der Muskulatur des Hinterleibes hervorgerufen wird. Schnitte durch die weitausgestülpten Säcke eines *Phrynichus reniformis* ♀ erwiesen diese auch tatsächlich dicht mit geronnenem Blut und Blutkörperchen (Taf. IV, Fig. 33, blk) erfüllt. Bei *Damon variegatus* fand sich übrigens ein Kanal (Taf. VI, Fig. 91, ca), welcher die beiden hinteren Lungen unterhalb der segmentalen Muskulatur (153) miteinander verbindet und vermutlich bei der Zufuhr des Blutes zu jenen Säckchen eine Rolle zu spielen hat.

Die Einstülpung der Ventralsäcke bewirken bei *Phrynichus reniformis* (L.), *Damon variegatus* und *Charon grayi* (Gerv.), die auf diesen Punkt hin untersucht wurden, 2 relativ lange Muskeln (154), welche schräg zur Körperlängsaxe gestellt sind, seitlich, am Vorderrande des 3. Urosternits, oder gar noch von der die Tergite und Sternite verbindenden Zwischenhaut abgehen und zum Teil am Vorderrande der Deckplättchen, mit zahlreichen Fasern aber auch an der zarten Membran des Säckchens inserieren. Bei *Damon variegatus* ♂ fand ich außerdem noch einige kleine Fasern (154a), welche von der zarthäutigen Hinterwand des Uterus externus nach hinten verlaufen (und sich ebenfalls als Retraktoren der Ventralsäckchen, resp. ihrer Deckplättchen betätigen dürften?).

Die **Palpigraden** sind nach den Angaben von Wheeler, Rucker und Hansen entweder mit 3 Paar Ventralsäckchen ausgestattet, oder sie entbehren derselben. Zu den ersteren gehört *Koenenia wheeleri* Rucker, zu den letzteren *Koenenia mirabilis* Grassi. Wo sie vorkommen, liegen jene Ventralsäckchen (wenigstens bei ausgewachsenen Individuen) im 4. bis

6. Hinterleibssegmente,[1] und ihre Öffnungen werden von starken Borsten geschützt. In der Nähe der Säckchen finden sich Haufen von eigentümlichen kleinen Körperchen, die Hansen als Blutkörperchen angesprochen hat, eine Ansicht, die viel Wahrscheinlichkeit für sich hat. Zwei, in ihrer Ausdehnung ziemlich wechselnde Haufen derartiger Körperchen finden sich auch bei *Koenenia mirabilis*, die schon Grassi (26) aufgefallen waren, und welche er als Sinneszellen interpretiert hatte. Dieselben liegen hauptsächlich im 4. und 6. Hinterleibssegment und machen allerdings, wenn man nur oberflächlich zuschaut, den Eindruck von Ganglien, für welche auch ich sie (11), als ich meine Untersuchungen über Pedipalpen begann, beeinflußt von Grassi's Annahme zunächst ansah. Auffällig war mir aber schon von Anfang an die geringe Größe der vermeintlichen Sinneszellen gegenüber den Ganglienkernen des mesosomalen Ganglions. Als ich später die Rucker'sche Arbeit (57) über die mit Ventralsäckchen versehene texanische *Koenenia* erhielt, brachten die Angaben dieser Forscherin von dem Vorkommen dreier derartiger Körperkomplexe in unmittelbarer Nähe jener Ventralsäcke einmal die Gewißheit, daß die fraglichen Gebilde sich bei den *Koenenien* entsprächen, und daß wir es dabei ferner mit blutkörperchenartigen Bildungen zu tun hätten, eine Meinung, die dann auch bald von Hansen (30) selbständig ausgesprochen wurde. Weiter bestärkt wird diese Erklärung durch Beobachtungen, welche ich während meines zweiten Aufenthaltes in Kalabrien machen konnte. Lebende *Koenenien* zeigten nämlich, daß die Bauchpartien des Hinterleibes, in denen die bekannten starken Schutzborsten stehen (4. und 6. Segment), in fortwährend zitternder Bewegung sind, die sich auch an jenen Borsten wahrnehmen ließ. Diese zitternde Bewegung wird von einem Blutstrom hervorgerufen, der, mit rhyhtmischer Pulsation, sich an der Bauchseite des Hinterleibes vom 2. oder 3. Segment an nach vorn bewegt, ein Blutstrom, der auch den anderen Pedipalpen zukommt und von Blanchard (10), Claparède (19) und anderen Forschern bei anderen Arachniden nachgewiesen worden ist. Derselbe enthält frisch oxydiertes Blut, welches auf dem früher angegebenen Wege (wenigstens bei *Uro-* und *Amblypygen*) zum Herzen weiter geleitet wird.

Bemerkenswert ist ferner das Vorhandensein von 4 Muskelpaaren (38, Textfig. 21, 98) im 4. bis 7. Hinterleibssegment bei *Koenenia mirabilis*, die auffallend an die Retraktormuskeln der Ventralsäcke der *Amblypygen* erinnern; da sie gerade in den Segmenten jener Blutkörperakkumulate liegen, so legt uns ihr Vorkommen den Gedanken an das ehemalige Vorhandensein von Ventralsäckchen gewiß nahe, wie ich andererseits auch bestimmt annehmen möchte, daß diese Muskeln bei *Koenenia wheeleri* gleichfalls und zwar als wirkliche Retraktoren der Ventralsäcke ausgebildet sind.

Die physiologische und biologische Bedeutung der Ventralsäckchen jener wenigen Pedipalpen ist leider noch gar nicht aufgeklärt, was uns bei der kurzen Zeit, die seit ihrer Entdeckung vergangen ist, nicht wundern kann. Daß sie ähnlich, wie die Abdominalsäcke der *Thysanuren*, *Collembolen* etc., neben anderen, in diesem Falle unbekannten Zwecken den der Unterstützung der Atmung haben werden, ist wohl nicht gerade unwahrscheinlich.

[1] Augusta Rucker hat in einer schon öfter zitierten Abhandlung (58) nachgewiesen, daß diese Ventralsäckchen bei *Koenenia wheeleri* Rckr. in der Jugend zunächst im 2. und 3. Hinterleibssegment erscheinen, dann aber wieder rückgebildet und von zwei neuen Paaren im 4. und 5. Segment ersetzt werden, zu denen sich bei ausgewachsenen Tieren noch ein drittes Paar im 6. Segment gesellt.

Vergleichend morphologisch möchte ich die Ventralsäckchen als Coxalorgane auffassen, da wir die Urosternite, ähnlich wie bei den *Ateloceraten*, als das Verwachsungsprodukt des ursprünglichen Mediosternums und der beiderseitigen Coxen des betreffenden Segmentes ansehen müssen, die Ventralsäcke selbst aber als paarige Organe nicht median gelagert sein können, folglich also in genetischer Beziehung zu den seitlichen Teilen des Urosternits stehen dürften. (Man vergleiche diesbezüglich auch den Abschnitt über die äußeren Geschlechtsanhänge.)

Vom vergleichend systematischen Gesichtspunkt aus ist das Vorkommen der Ventralsäckchen bei *Palpigraden* und *Tarantuliden* sehr eigentümlich, da sie bei den *Uropygen*, soweit wir bis jetzt wissen, fehlen und auch von anderen Arachniden bis jetzt nicht bekannt geworden sind. Da nun die *Uropygen* in mancher Hinsicht die zwischen jenen beiden Pedipalpengruppen vermittelnden Formen sind, so bleibt uns zur Erklärung jener Erscheinung vorläufig nur die Annahme übrig, daß Ventralsäckchen bei den Ahnenformen der Pedipalpen weiter verbreitet gewesen sind.

XIII. Das Genitalsystem.

Die Geschlechtsorgane der Pedipalpen sind erst wenigemale einer speziellen Untersuchung unterzogen worden. Wieder ist es E. Blanchard (10), dem wir die erste, leider nicht gerade mustergiltige Darstellung des Genitalsystems der *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* verdanken. Seit dem Erscheinen seines Werkes im Jahre 1852 haben die Geschlechtsorgane der *Amblypygen (Tarantuliden)* meines Wissens keine Bearbeitung mehr erfahren, wenn ich von einer in ihren Resultaten gänzlich verfehlten Arbeit Bernard's (4) absehe. Ebenso fehlt bis heute eine genaue Beschreibung der Genitalien der *Palpigraden*, die von Grassi (26) und Rucker (57) nicht genügend behandelt worden sind, der *Tartariden*, von denen außer meiner vorläufigen Mitteilung gar keine Angaben vorliegen, wie auch der *Thelyphoniden*, bei denen allerdings Tarnani (65) die fraglichen Verhältnisse mit einiger Vollständigkeit klargelegt hat. Diese letzte Tatsache macht mir übrigens die ungenügende Darstellung, welche Laurie (41) von den männlichen Geschlechtsorganen der Thelyphonidengattung *Mastigoproctus* Poc. gegeben hat, unerklärlich.

1. Bau der weiblichen Geschlechtsorgane.

Ihre einfachste Gestaltung treffen wir bei den ***Amblypygen*** an.

Diese besitzen in der Regel ein paariges Ovarium, welches sich vom 4. oder 5. bis 8. Hinterleibssegmente an der Bauchseite zwischen den Dorsoventralmuskeln ausdehnt. Jedes Ovar stellt einen, meist dorsoventral stark zusammengedrückten geraden Schlauch dar, an dessen Ventralseite sich die Eier in der für die Arachniden bekannten Weise in ziemlicher Anzahl entwickeln. Nur einmal beobachtete ich ein der ganzen Länge nach unpaares Ovarium bei einer nicht sehr großen *Tarantula marginemaculata* (C. L. Koch), das seine Entstehung offenbar der Verschmelzung der sonst paarigen Ovarialschläuche verdankt (Textfig. 56)

Diese verschmälern sich nach vorn zu in die Eileiter (ovd), deren Längsaxe seitlich gerichtet ist, und welche ziemlich an der vorderen Grenze des Genitaloperculums nach unten in die geräumige Höhle des Uterus internus femininus umbiegen (Taf. III, Fig. 14, Taf. V, Fig. 63; Textfig. 56, ut. int.). Kurz vor der Einmündung der Ovidukte in den Uterus internus fand sich bisweilen (bei *Tarantula*-Arten) eine sackartige Erweiterung des Endabschnittes der Eileiter, die man als Receptaculum seminis anzusprechen geneigt sein könnte (Textfig. 56, ovd. anh.); ihr Zusammenhang mit dem Ovidukt und das Fehlen einer chitinisierten Intima beweisen aber die Unrichtigkeit einer solchen Annahme; bei den meisten weiblichen *Amblypygen*, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, fehlte dieser sackartige Anhang.

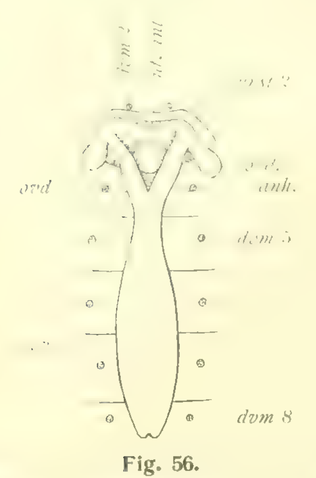


Fig. 56.
Tarantula marginemaculata (C. L. K.) ♀.
Etwas schematisierte Darstellung des Ovariums (ov), der Ovidukte (ovd) und des Uterus (ut. int.); zur Orientierung sind die Dorsoventralmuskelpaare 2—8, einige Segmentgrenzen und das Genitaloperculum gezeichnet; von oben gesehen. Das Ovarium ist unpaar und besitzt einen sackartigen Anhang (ovd. anh.) am Ende der Eileiter.

Der Uterus internus, dessen Epithel sich durch das Fehlen einer Chitinbekleidung von dem des Uterus externus unterscheidet, geht nach hinten zu, ohne einen besonderen Chitinring zu passieren, in den leztgenannten Abschnitt über, der dann am Hinterrande des großen sogenannten Genitaloperculums in der Mitte zwischen den Öffnungen des ersten Lungenpaares nach außen mündet (Taf. V, Fig. 63—65). Nur am äußersten hinteren Rande bilden Uterus externus und die Lungenöffnungen einen einheitlichen flachen Raum, dessen Außenöffnung der Breite des Genitaloperculums entspricht. Wie es aus den Fig. 64, 65, Taf. V und dem Schema der Textfig. 66 hervorgeht, stellt der Uterus externus eine mediane Einstülpung der Verbindungshaut der 2. und 3. Bauchplatte des Hinterleibes dar, welche nach innen (vorn) unmittelbar in den Uterus internus übergeht; diese Stelle nennen wir die innere Genitalöffnung. An der Übergangsstelle der Höhlung des Uterus externus in den oben erwähnten gemeinsamen Raum der Lungen- und Geschlechtsöffnung ist ein kleines, zarthäutiges Apodem ausgebildet (Taf. V, Fig. 63, No. 88), welches der Anheftung des im VI. Abschnitte dieser Arbeit aufgeführten 3. Dorsoventralmuskelpaares, sowie einiger anderer Muskeln dient. Dieses Apodem gehört, wie wir oben bereits sahen, vergleichend morphologisch dem 3. mesosomalen Segment an.

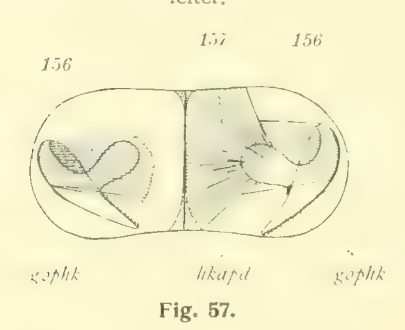


Fig. 57.
Tarantula palmata (Hbst.) ♀.
Der Coconhalter von oben gesehen, etwas schematisch, mit durchscheinenden Muskeln; hkapd ist ein Apodem des beweglichen Hakens (gophk); links ist nur Muskel 156 gezeichnet (vergl. auch Fig. 65 u. 66 auf Taf. V).

An der ventralen, vorderen Wand des Uterus externus, nahe der äußeren Öffnung desselben, finden wir endlich bei den meisten *Amblypygen* ein ursprünglich wohl paariges Gebilde, das ich früher (13) gemäß seiner Funktion „Coconhalter" genannt habe (Textfig. 57, Taf. V, Fig. 65, go[a]p). Entsprechend der näheren phylogenetischen Verwandtschaft, welche die *Charontinae*, im Gegensatz zu den *Tarantulinae*, mit den *Phrynichinae* verbindet, finden wir im Allgemeinen zwei verschiedene Formen des Coconhalters. Bei den *Phrynichinen* und *Charontinen* stellt er eine mehr oder weniger einheitliche, etwas stärker als der übrige Teil

des Uterus externus chitinisierte Platte dar, auf der sich symmetrisch links und rechts von der Medianlinie 2 zapfen- oder papillenartige Bildungen erheben. Diese fehlten noch an einem jungen *Damon medius* (Hbst.) ♀, bei dem der Coconhalter außer einer schmalen Grube nahe seinem vorderen Rande keine besondere Differenzierung aufwies (Taf. V, Fig. 67 a). Bei erwachsenen *Damon medius* Weibchen zeigt jede seiner Teilhälften einen zapfenförmigen zarten Anhang nahe seiner Außenseite, sowie jene schon beim jungen Tier vorhandene schmale Grube, die vielleicht von der Kontraktion des Retraktormuskels herrührt (?) (Taf. V, Fig. 67 b). Bei *Phrynichus reniformis* (L.) und *Phr. bacillifer* (Gerst.) besteht der Coconhalter in ähnlicher Weise aus 2 papillenartigen Erhebungen, doch ohne einen zapfenähnlichen Anhang, wie wir ihn bei *Damon medius* fanden. Wiederum ähnlich verhält sich *Charon grayi* (Gerv.), bei dem die beiden Papillen vermutlich infolge einer Kontraktion die aus Fig. 68 (Taf. V) zu ersehende Gestalt aufweisen. *Stygophrynus cavernicola* (Thor.) besitzt gleichfalls einen aus 2 kleinen Papillen bestehenden Coconhalter, deren Vorhandensein auch noch für *Sarax saravakensis* (Thor.) angegeben werden kann.

Die zweite Form, welche wohl aus der bei dem erwachsenen *Damon medius* ♀ beobachteten sich ableitet, finden wir bei den *Tarantulinen*, von denen ich leider nur die Genera *Tarantula* Fabr. und *Acanthophrynus* Krpln. habe untersuchen können. Die Arten dieser Gattungen zeigen sämtlich den nämlichen Bau des Coconhalters (Textfig. 57, Taf. V, Fig. 65). Derselbe besteht hier aus einer kräftigen, durch eine Längsfurche in 2 Hälften geteilten, schwach gewölbten Platte, an der ein Paar beweglicher Haken befestigt ist, deren jeder innen (als Apodem) einen löffelartigen Anhang trägt, an dem der den Haken einschlagende Muskel inseriert. Dieser Muskel (157) geht von der erwähnten Längsfurche der Platte aus; während er bei seiner Kontraktion die Spitze des Hakens der Platte nähert, bewegt ein anderer Muskel (156, Textfig. 57, Taf. V, Fig. 66), der von der dem Coconhalter gegenüberliegenden Wand des Genitaloperculums ausgeht und an der Basis des Hakens inseriert, diesen in der entgegengesetzten Richtung.

Bekanntlich tragen die Weibchen der *Amblypygen* ihre abgelegten Eier in einem lockeren Cocon an der Bauchseite des Hinterleibes, indem sie die Bauchschienen des 3.—10. oder 11. Segmentes der Wölbung des Cocons entsprechend einbiegen, während die zarteren Verbindungshäute der Tergite und Sternite sich seitlich etwas um den Cocon herumlegen, sodaß dieser in einer seichten, mit der Öffnung nach unten gerichteten Höhlung des Hinterleibes des Muttertieres ruht. Bei den größeren Formen der *Amblypygen* scheint diese Befestigung des Cocons nicht zu genügen, und es mag dies wohl den Anlaß für die Ausbildung des Coconhalters gegeben haben. Bei je einem ihren Cocon tragenden Weibchen von *Tarantula marginemaculata* (L. L. Kch.) und *Charon grayi* (Gerv.) ließ sich sehr schön beobachten, wie der Cocon fest an dem Coconhalter haftete; namentlich von dem hakentragenden Organ der *Tarantulinen* ließ sich dies schon von vornherein erwarten.

Bei *Charinus seychellarum* Krpln. vermißte ich jegliche Andeutung eines Coconhalters, während sich bei *Sarax saravakensis* (Thor.) die Reste desselben noch deutlich wahrnehmen ließen. Da diese Formen relativ klein sind, so dürfte für sie die Annahme einer Reduktion des in Rede stehenden Organes wohl ziemlich wahrscheinlich sein. (Ob der kleine *Catagius pusillus* Thor. einen Coconhalter besitzt, konnte leider wegen Mangel von Untersuchungsmaterial nicht ermittelt werden.)

Es gelang mir nicht, ein echtes Receptaculum seminis bei irgend einem *Tarantuliden*-Weibchen aufzufinden; es ist daher anzunehmen, daß dasselbe dieser Pedipalpengruppe überhaupt fehlt, eine Eigentümlichkeit, der wir bei den *Palpigraden* ebenfalls begegnen.

Die **Palpigraden** (*Koenenia mirabilis* [Grassi] und *Prokoenenia wheeleri* [Rucker]) zeigen uns im wesentlichen dieselben Bauverhältnisse des weiblichen Geschlechtsapparates. Infolge der sehr geringen Größe der Zellen des eigentlichen Ovarialschlauches, sowie der Ovidukte, ist es bisher nicht gelungen, diese Teile des weiblichen Geschlechtsorganes richtig zu verstehen, und zu beschreiben. Weder Grassi (26), noch Miss Rucker (57) kannten die Ovarialhöhle und die Eileiter, und das, was Miss Rucker für die letzteren gehalten hat, ist in Wirklichkeit der Endabschnitt der in einem früheren Kapitel beschriebenen Coxaldrüse.

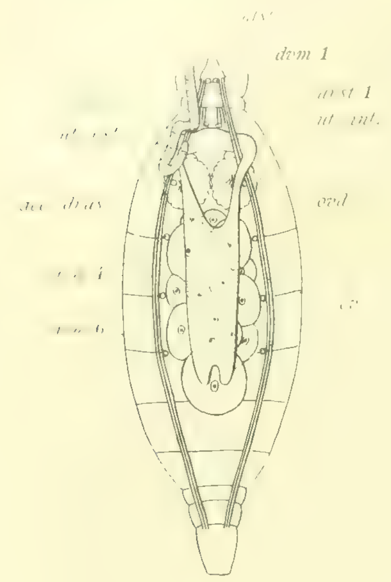


Fig. 58.

Koenenia mirabilis (Gr.) ♀.

Schematisierte Darstellung des Hinterleibes nach Wegnahme der Rückendecke, mit eingezeichnetem Ovarium, Dorsoventral- und Longitudinalmuskeln, Endplatte des Entosternums (ntst) und dem hinteren Abschnitt der linken Coxaldrüse (cdr). Das Ovarium trägt an der Unterseite Eier und ist fast ganz unpaar, nur hinten läßt es noch seine ursprüngliche Paarigkeit erkennen. Rückenansicht.

Meine Untersuchungen, die ich an gut konserviertem Material mit Hülfe lückenloser Schnittserien vornahm, führten mich zu dem Resultate, daß das Ovarium von *Koenenia* (*mirabilis*) keineswegs stets unpaar ist, wie man bisher annahm, daß die Unpaarigkeit vielmehr bisweilen nur durch die starke Entwicklung der Eier an der Ventralseite des unpaaren oder paarigen Ovarialschlauches vorgetäuscht wird. Das eigentliche Ovarium dehnt sich meist vom 3.—6. oder 7. Hinterleibssegment in der Höhlung, welche durch die seitlich das Ovar überhängenden Darmdivertikel, die Bauchwand des Körpers und die 4 letzten Dorsoventralmuskelpaare begrenzt wird, aus (Textfig. 58, 98—100, ov). Eier entwickeln sich wie bei den *Amblypygen* und *Thelyphoniden* nur an der Ventralseite des Ovariums, das meist einen der ganzen oder den größten Teil seiner Länge nach unpaaren, dorsoventral stark zusammen gepreßten Schlauch darstellt (Taf. V, Fig. 70, 71, ov). Zweimal hatte ich jedoch Gelegenheit, 2 getrennt nebeneinander verlaufende Ovarialschläuche (Textfig. 98, 99) zu beobachten, von denen nach vorne jeder in den zugehörigen, engröhrigen und zartwandigen Eileiter überging. Es walten also bezüglich der Paarig- oder Unpaarigkeit des Ovariums bei den *Palpigraden* dieselben Verhältnisse ob wie bei den übrigen Pedipalpen, wenn auch ein unpaarer Eierstock bei ihnen die Regel zu sein scheint.

In der gleichen Weise wie bei den *Amblypygen* verlaufen die Ovidukte in etwas seitlicher Richtung nach vorne, um auch hier ventralwärts umzubiegen und in die geräumige Höhle des unpaaren Uterus internus femininus zu münden. An diesen schließt sich wieder unmittelbar der Uterus externus, der sich hinter seinem Beginn zunächst etwas verjüngt, sich dann aber stark verbreitert und — wie bei allen Pedipalpen — mit einer breiten Querspalte nach außen öffnet (Textfig. 58, 59, 96, 97). Der Uterus externus wird in derselben Weise gebildet wie bei den *Amblypygen*, nur ist seine Öffnung infolge des Fehlens der Atmungsorgane einheitlich. Seitlich, nahe der Grenze zwischen dem 2. und 3. Segment,

finden wir an ihm ebenfalls jederseits ein winziges, dem 3. Dorsoventralmuskelpaar zur Insertion dienendes Apodem, welches hier mehr den Anschein eines „muskular stigma" Ray Lankesters hat. Seine dorsale Wand zeigt uns eine unpaare, mediane, sich breit in das Lumen des Uterus externus öffnende, kurze Einstülpung, die vielleicht als die letzte Andeutung eines Receptaculum seminis aufzufassen wäre (Taf. V, Fig. 69, ut. ext. f). Miss Rucker gibt für *Prokoenenia wheeleri* sogar das Vorhandensein eines echten, sackartigen Receptaculums an dieser Stelle an, doch trifft dies Verhalten für *Koenenia mirabilis* keinesfalls zu, da man die eben beschriebene Einstülpung, die eher einer Falte entspricht, nicht mehr als Receptaculum seminis determinieren kann. Zudem fand ich bei einer großen Zahl der von mir auf Schnitten untersuchten Tiere die Spermatozoenballen, die bei *Thelyphonen* und *Trithyreus* in den Receptaculis beobachtet werden konnten, stets im Uterus externus (Taf. V, Fig. 69, Textfig. 96, spm).



Fig. 59.

Koenenia mirabilis (Gr.)

Äußere Geschlechtsöffnung, die nicht pubeszierten Gonopoden (a ₁ = 1. Paar derselben) und die Porenöffnungen der accessorischen Drüsen des Uterus externus (acc. drüs.) zeigend. Seitenansicht.

Accessorische Drüsen, welche Miss Rucker beschreibt, ließen sich bei unserer europäischen *Koenenia* auch finden. Sie stellen 2 Zellkomplexe dar, welche sich zu beiden Seiten und dorsal vom Uterus externus ausdehnen und bis ins 3. mesosomale Segment hineinreichen. Das Fettgewebe grenzt unmittelbar an sie an, und oft macht es den Eindruck, als gehörten die beiden Zellkomplexe zum Fettgewebe selbst (cf. Taf. V, Fig. 69, 72, 73). Dies ist aber einmal deshalb unwahrscheinlich, weil man schon an Totalpräparaten die fraglichen accessorischen Drüsen als selbständige Bildungen erkennen kann, deren feiner histologischer Bau doch nicht ganz mit dem des Fett-Zwischengewebes übereinstimmt, dann aber auch deshalb, weil wenige kurze chitinisierte Kanälchen in diese Zellkomplexe hineinragen, welche zu beiden Seiten nahe der Außenöffnung des Uterus externus, zur Hälfte auf seiner ventralen, zur Hälfte auf seiner dorsalen Wand in jenen münden, resp. von ihm ausgehen (Taf. V, Fig. 72). Auf Kalilaugepräparaten kann man sie, und vor allem ihre Öffnungen sehr leicht erkennen (Textfig. 59). Da nun, wie wir noch sehen werden, nicht unähnliche Drüsenöffnungen, allerdings in großer Zahl und über den größten Teil des Uterus externus verstreut, auch bei den größeren Pedipalpen vorkommen, so möchte ich die beschriebenen Kanälchen und die zu ihnen gehörenden Zellelemente von *Koenenia* als die Äquivalente jener ansehen, folglich die so eigenartig aussehenden Drüsenzellen vorläufig als umgewandelte Hypodermiszellen auffassen.

An der gleichen Stelle, an der sich bei den meisten *Amblypygen* der Coconhalter befindet, besitzt *Koenenia* ein Paar kleiner, glatter, zäpfchenförmiger Anhänge, denen ein ähnliches Paar am folgenden (3.) Segment entspricht (Textfig. 59, 68). Diese beiden Anhangspaare sind anscheinend für sämtliche bis heute bekannt gewordenen weiblichen *Palpigraden* typisch (cf. H. J. Hansen, 30).

Bei den ***Schizonotiden*** begegnen wir im Prinzip wieder den gleichen Verhältnissen. Wie es meist bei *Koenenia* zutrifft, so fand ich bei dem einzigen von mir untersuchten weiblichen Exemplar von *Trithyreus cambridgei* (Thor.) einen unpaaren Ovarialschlauch, der vom 4. bis an das Ende des 8. Segmentes des Opisthosoma reichte. Die Mehrzahl der Eier

hatte sich auf der ventralen Wand desselben, teilweise schon zu beträchtlicher Größe, entwickelt; im Unterschiede zu den *Palpigraden, Thelyphoniden* und *Amblypygen* waren aber auch zahlreiche, meist ziemlich junge Eier an der dorsalen Wand des Ovariums ausgebildet (Textfig. 80). Am vorderen Rande des 4. Segmentes geht das unpaare Ovarium in die paarigen, engröhrigen Eileiter über, die wie bei den bisher betrachteten Formen in den Uterus internus femininus münden, der auch hier direkt in den chitinisierten Uterus externus übergeht, um sich ähnlich wie bei *Amblypygen* und den nahe verwandten *Thelyphonen* nach außen zu öffnen (Taf. V, Fig. 62, go).

Auch hier finden wir der ventralen Wand des Uterus externus einen an der Spitze paarigen Anhang eingelagert, der jedenfalls dem entsprechenden von *Koenenia* homolog ist; das 3. Segment ist jedoch bei den *Schizonotiden* anhangslos (Taf. V, Fig. 62, goap).

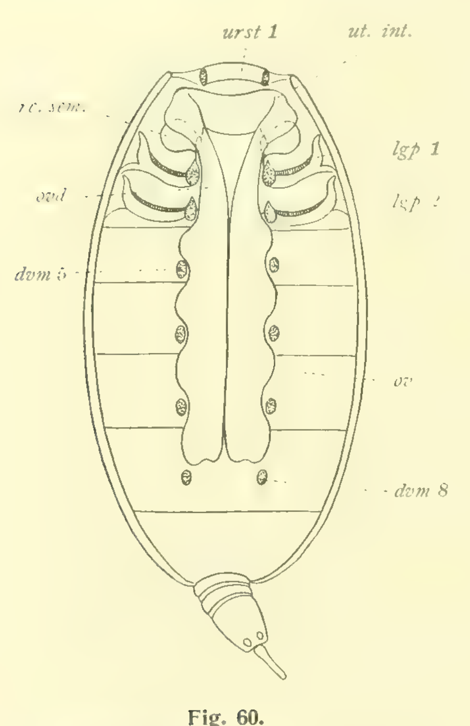


Fig. 60.

Mastigoproctus giganteus (H. Luc.).

Das Präparat entspricht im wesentlichen dem der Textfig. 58. Das Ovarium (ov) ist seiner ganzen Länge nach paarig, von den Lungen sind die Blätter entfernt worden und nur die äußeren Luftkammern gezeichnet.

Auf der Ventralseite des Uterus externus münden 4 Receptacula seminis, deren Gestalt aus Fig. 62, Taf. V und Textfig. 78 a zu ersehen ist; sie sind stark chitinisiert, meist einfach, doch fand ich einmal 2 Endbläschen in Verbindung mit einem Ausführungsgang; die Ausführungsgänge sind relativ lang und sehr engröhrig. Die Endbläschen waren bei jenem einen von mir auf Schnitten untersuchten Tier dicht mit spirillenköpfigen Spermatozoen erfüllt.

Die **Thelyphoniden** zeigen im Bau der weiblichen Geschlechtsorgane nur wenige Unterschiede von dem bereits Gesagten. Das Ovarium ist für gewöhnlich paarig und erstreckt sich vom Ende des 4. bis ins 8. Segment des Hinterleibes. Die Ovarialschläuche, an denen nur ventral und seitlich sich Eier entwickeln, sind bei erwachsenen Tieren so breit, daß sie durch die sie seitlich begrenzenden Dorsoventralmuskeln merklich eingeschnürt werden (Textfig. 60, ov). An zwei Exemplaren von *Thelyphonus caudatus* gelang es mir übrigens, eine Anastomose zwischen den beiden Eierschläuchen nahe der Übergangsstelle in die Eileiter zu beobachten, von der bereits Tarnani (65) berichtet hat. Die Ovidukte sind entsprechend der Größe der *Thelyphonen* relativ breite Schläuche, die sich kurz vor ihrer Einmündung in den unpaaren Uterus internus femininus etwas erweitern; ihre Mündungen liegen seitlich am Vorderrande des Uterus internus, wie bei den *Amblypygen* und *Schizonotiden*. Der letztere ist, wie bei den übrigen Pedipalpen, bedeutend breiter als lang und geht ohne Einschnürung in den Uterus externus über (cf. Taf. V, Fig. 58 u. 60).

Dieser ist durch den Besitz zweier, seitlich gelegener, relativ großer Receptacula seminis ausgezeichnet, welche Tarnani zuerst aufgefunden hat (rc. sem., Taf. V, Fig. 57 bis 61). Um deren Eingang ist meist eine kräftige, dunkel pigmentierte Chitinspange ausgebildet, welche 2 verschiedenen Muskeln zur Anheftung dient; die Chitinspange ist dorsal

gelegen und nicht zu einem Ringe geschlossen (Taf. V, Fig. 60, rc. sem. shl.). Der eine der beiden Muskeln geht seitlich von dem Vorderrande des Genitaloperculums aus, um an dem vorderen Ende der Spange zu inserieren (162, Taf. V, Fig. 58, 60). Der andere, dessen Insertion mir nur bei einem *Mastigoproctus giganteus* ♀ an der Chitinspange wahrscheinlich erschien (cf. Taf. V, Fig. 58, No. 169, rechts), geht innenseitlich vom vordersten Zipfel des auch hier in besonderer Größe vorhandenen Apodemes des 3. Dorsoventralmuskels (No. 93) aus. Der letztgenannte Muskel ist bei *Thelyphonus caudatus* nur undeutlich, wenn überhaupt ausgebildet. Die Wirkungsweise der beiden Muskeln ist mir nicht klar geworden; vielleicht bewirken sie bei ihrer Kontraktion eine Senkung der bewußten Chitinspange und somit ein Schließen des Receptaculums. Dieses ist selbst von einer deutlichen Muskularis umgeben, die bei der Entleerung seines Inhaltes in Aktion tritt. — Bei *Mastigoproctus giganteus* finden

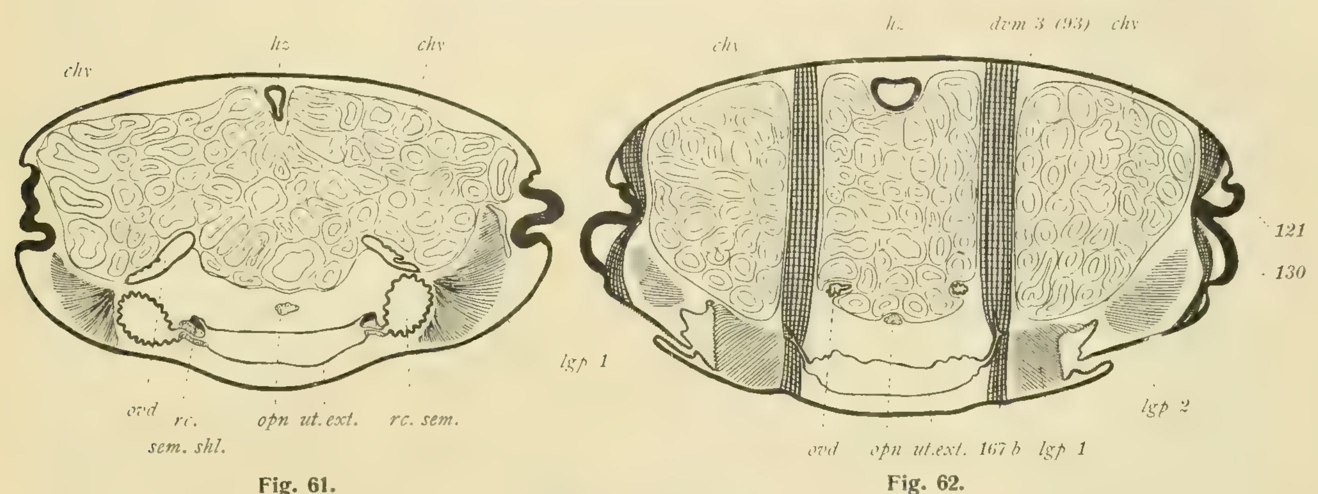


Fig. 61. **Fig. 62.**

Thelyphonus caudatus (L.) ♀.

Schematisierte Schnitte durch das Genitalsegment und zwar **61** in der Breite der Receptacula seminis und ihrer Öffnungen (rc. sem.); **62** in der Breite des 3. Dorsoventralmuskelpaares (dvm 3) und des hinteren Teiles des Uterus externus. chy bezeichnet die Divertikel des Chylusdarmes, hz das Herz und opn die mittlere opistosomale Nervenkette. In 61, sieht man den verbreiterten Endteil der Ovidukte (ovd), die in Falten gelegte Wandung der Receptacula (rc. sem.) und die fächerförmig angeordneten Blätter des ersten Lungenpaares (lgp 1), von dessen äußerer Luftkammer erst kleine Räume zu sehen sind. Der Raum über dem Uterus externus wird von den nicht gezeichneten Segmentalmuskeln angefüllt. In 62 ist das erste Lungenpaar in der Gegend des Pneumostoms, vom zweiten sind nur die vordersten Enden der Blätter getroffen; seitlich vom Uterus externus sieht man die hohlen Apodeme ausgehen, auf denen das 3. Dorsoventralmuskelpaar mit seinem unteren Ende aufsitzt.

sich außerdem 2 größere, gleichfalls stark chitinisierte und dunkel pigmentierte Plättchen an der Ventralseite des Uterus externus, gerade hinter der Übergangszone vom Uterus internus in den ersteren (Taf. V, Fig. 61, sp); auch diese dienen einigen Muskeln zur Insertion und vielleicht einem Vorschieben der den Uterus passierenden Eier.

Der Uterus externus zeigt endlich noch die bereits von den anderen Typen her bekannten und oben schon erwähnten Apodeme, an die sich das 3. Dorsoventralmuskelpaar ansetzt; sie haben, von oben gesehen, meist eine spitzovale Gestalt (Taf. V, Fig. 57 bis 60, No. 93).

Bei *Thelyphonus (caudatus)* und den übrigen von mir untersuchten Gattungen konnte ich im Uterus externus keine Bildung auffinden, die dem dort gelegenen Anhangspaar der

übrigen Pedipalpen hätte entsprechen können. Der äußere Geschlechtshof geht ohne weitere besondere Differenzierungen in den gemeinsamen Öffnungsraum des 1. Lungenpaares und der Genitalorgane über, dessen Breite die Länge um ein Mehrfaches übertrifft. Fig. 56 stellt ein Bild dar, welches man beim Öffnen jenes Respiratovaginalraumes eines weiblichen *Mastigoproctus giganteus* erhält; man erkennt deutlich, daß die beiden Lungenöffnungen schon ziemlich weit hinten (außen) von der eigentlichen Vagina abgetrennt sind, was bemerkenswert ist, da sich die männlichen *Thelyphoniden* in diesem Punkte ganz abweichend verhalten. —

Im Hinblick auf die eben beschriebenen Verhältnisse sei nochmals hervorgehoben, daß die weiblichen Geschlechtsorgane bei allen Pedipalpen aus dem paarigen oder unpaaren schlauchförmigen Ovarium, den stets paarigen, ungewundenen Ovidukten und dem stets unpaaren Uterus internus (femininus) bestehen, welcher unmittelbar in den sich nach außen öffnenden Uterus externus (femininus = Vagina) übergeht, der 1 (?) oder mehrere verschieden gelagerte Receptacula seminis und verschiedenen Zwecken dienende (ursprünglich) paarige Anhänge besitzen kann.

Der histologische Bau der einzelnen Abschnitte des weiblichen Geschlechtsapparates zeigt bei den verschiedenen Vertretern der Pedipalpen im Wesentlichen große Ähnlichkeiten.

Die Ovarialschläuche werden von einem einfachen, niedrigen Epithel gebildet, dessen Zellen bei den größeren Formen annähernd kubisch, bei *Koenenia* aber sehr flach sind. Dies trifft auch für die Ovidukte zu, welche gewissermaßen ja nur die vordere Verlängerung der Ovarialschläuche sind und hauptsächlich nur durch den Mangel von Keimzellen von diesen unterschieden werden. Die Kerne der Zellen der Ovarialschläuche und Eileiter färben sich sehr intensiv, wodurch diese auf Schnitten sehr leicht zu erkennen sind. Daß man sie bei *Koenenien* dennoch bisher nicht gefunden hatte, wird wohl lediglich der geringen Größe der Zellelemente und dem Umstande zuzuschreiben sein, daß man die zum Verständnis der Organisation der *Palpigraden* unbedingt zu berücksichtigenden echten *Pedipalpen* nicht genügend zu Rate gezogen hat. — Eine deutliche Muscularis-Schicht fand sich bei den *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* um die Eischläuche und Eileiter entwickelt; bei *Trithyreus cambridgei* scheint mir ihr Vorhandensein wahrscheinlich zu sein, was aus theoretischen Gründen allerdings auch für *Koenenia* anzunehmen ist, bei der sich aber trotz günstiger Konservierung der Untersuchungsobjekte und stärksten Vergrößerungen nichts Derartiges, entgegen den schon früher (13) kritisierten Angaben von Rucker (57), entdecken ließ (Taf. V, Fig. 70, 71).

Das Epithel des Uterus internus ist stets etwas stärker und höher als in den vorhergehenden Abschnitten. Besonders auffällig ist der Unterschied zwischen dem Epithel des Uterus und des Oviduktes bei *Koenenia (mirabilis)*, bei der das erstere aus kubischen Zellen mit rundlichen, meist mit nur 1 Nucleolus versehenen Kernen, das letztere, wie bereits gesagt, aus dünnen, platten Zellen mit langgestreckten Kernen besteht (Taf. V, Fig. 70, ovd, ut. int). Dem Uterus internus kommt ebenfalls eine kräftige Muscularis zu, die nur bei *Koenenia* nicht sicher nachgewiesen werden konnte. Niemals aber sind seine Wände chitinisiert, was schon oben des Öfteren betont wurde.

Eine eigentümliche, stark lichtbrechende Masse findet sich bei *Koenenia* stets im Uterus internus; dieselbe hatte seiner Zeit Hansen und Sörensen (29) verleitet, diesen Genitalabschnitt als Receptaculum seminis anzusprechen. Bei einem befruchteten und zahlreiche fast

reife Eier bergenden *Mastigoproctus giganteus* Weibchen fand ich eine ähnliche, zähe, im auffallenden Licht unter Alkohol oder Wasser bläulichweiß aussehende Masse im Uterus internus und dem vordersten Teil der Ovidukte. Sie ist vermutlich ein Sekret des Uterus selbst, dessen Bedeutung mir vorläufig noch unbekannt ist. — Bei *Koenenia mirabilis* erwies sich die fragliche Masse stets als körnig; bisweilen beobachtete ich in ihr einige dunkelgefärbte Körnchen, in denen ich zuerst querdurchschnittene Spermatozoenköpfe erkennen zu dürfen glaubte; später kam ich jedoch von dieser Annahme wieder ab, als sich der gleich noch zu erwähnende Inhalt des Uterus externus als ein Spermatozoenkonglomerat erwiesen hatte.

Das Epithel des Uterus externus oder der Vagina ist eine echte Hypodermis, deren Aussehen bei den größeren Formen durch die Ausbildung zahlreicher ein- und mehrzelliger Drüsen und die Einlagerung einer Muscularisschicht ziemlich erheblich von dem Bilde abweicht, welches die normale Hypodermis sonst darbietet.

Die chitinogene Hypodermis besteht bei *Koenenia*, wie an den übrigen Körperteilen, aus flachen Zellen mit dunkel gefärbten Kernen (Taf. V, Fig. 69, hypk); bei *Trithyreus* sind diese Zellen etwas höher; bei *Thelyphonus* und *Tarantuliden* bilden sie eine kräftige Schicht unter der Chitindecke mit zahlreichen, unregelmäßig verteilten, chromatinreichen Kernen (Taf. VII, Fig. 96).

Zwischen den Zellen der chitinogenen Schicht, meist aber weit über diese in das Körperinnere vorragend liegen die Drüsenzellen, welche ihr Sekret durch einen etwas modifizierten Porenkanal nach außen befördern. Zu jedem Porenkanal gehören meist eine ganze Reihe von Zellen, deren Kerne, z. B. speziell bei *Thelyphonus caudatus*, relativ groß und im Präparat schwächer gefärbt, getrennt von den Kernen der chitinogenen Schicht innerhalb gelegen sind. Die bewußten Drüsen bilden bei dieser Form dick- oder dünnbauchige, flaschenartige Gebilde, deren Hals von den langen Zellenden gebildet wird, die bis in die Porenkanäle zu verfolgen sind. Innen wird die ganze Drüsenschicht von Bindegewebe abgegrenzt. Zwischen der Schicht der Drüsenkerne und der chitinogenen Hypodermis findet man zahlreiche Muskeln eingelagert (m 1, Taf. VII, Fig. 96), welche die Muskularis-Schicht des Uterus externus repräsentieren.

Die Drüsenöffnungen selbst zeigen bei *Thelyphonus caudatus* einen eigenartigen Bau. Ich möchte, wie bereits angedeutet, glauben, daß wir es hier mit speziell für diesen Zweck umgewandelten, erweiterten Porenkanälen zu tun haben. Die Außenöffnung ist selten rundlich, meist spaltförmig, wie es bei den Porenkanälen der Pedipalpen (cf. pag. 27) die Regel ist, sie liegt innerhalb eines wenig erhabenen Chitinringes; meist ist auch der Porenkanal im größeren oder kleineren Teil seiner Länge stärker chitinisiert (Taf. VII, Fig. 97 f, g). Diese einfache Form der Drüsenöffnung wird aber nicht oft angetroffen. Vielmehr gruppieren sich oft mehrere Porenkanäle in charakteristischer Weise um-, resp. aneinander, und die Wandverstärkungen der einzelnen Kanälchen ragen wie hohe, miteinander verbundene Leisten in den gemeinsamen Hohlraum hinein (Taf. VII, Fig. 97, h, chl). Im Uterus externus fanden sich bis zu 8 Einzelkanälen, in der Wand der Receptacula seminis bis zu 10 und 12 derselben dicht zusammengedrängt. In den Receptaculis waren übrigens die Wandverstärkungen der Drüsenöffnungen nicht so ausgeprägt, wie im Uterus externus selbst. Die Drüsen sind bei *Thelyphonus* und den größeren *Tarantuliden* über den größten Teil des Uterus externus verteilt, bei den ersten, wie gesagt, auch über die Receptacula seminis. Bei *Trithyreus* sind sie ebenfalls vorhanden, zahlreich namentlich in der ventralen Wand der Vagina und den

Receptaculis; den Bau der Drüsenzellen und ihrer Öffnungen habe ich bei dieser Form leider nicht genauer untersuchen können.

Nach Kenntnisnahme dieser Verhältnisse werden wir an der Identität der accessorischen Drüsen von *Koenenia* und den *anderen* Pedipalpen nicht mehr zweifeln. Unterschieden sind diejenigen der *Palpigraden* nur durch die Lokalisation ihrer Öffnungen zu 2 kleinen getrennten Gruppen, deren Lage oben angegeben worden ist, und die schon berührte Selbständigkeit, welche die Drüsenzellen gegenüber der chitinogenen Hypodermis, in noch weit höherem Maße als dies z. B. bei den *Thelyphonen* der Fall ist, erlangt haben. Ihre Zellen zeigen ein eigentümlich netzförmig-alveoläres Plasma und ihre Kerne liegen unregelmäßig in demselben (Taf. V, Fig. 69, 72). Die zarten Kanäle (acc. drüs. ag), die von einer relativ breiten ziemlich homogenen, dunkel färbbaren Schicht umgeben sind, ragen ziemlich weit in die eigentliche Drüse hinein (Taf. V, Fig. 72, Textfig. 96, 97).

Zum Schluß möchte ich die Aufmerksamkeit noch auf eine unregelmäßig geformte Masse lenken, welche sich bei *Koenenia mirabilis* im Uterus externus (Vagina) fand. Dieselbe färbt sich mit Haematoxylin sehr intensiv, und bei starken Vergrößerungen ließ sich eine Struktur erkennen, wie ihn die Fig. 69, Taf. V zeigt. Diese erinnerte mich an die Bilder; welche die prall mit Spermatozoen gefüllten Receptacula von *Trithyreus cambridgei* ergeben hatten. Bei der letztgenannten Form ist die Spermatozoennatur jener dunkel gefärbten Gebilde vollkommen sicher, zumal doch als Inhalt eines Receptaculum seminis keine anderen Elemente in Betracht kommen könnten; und so möchte ich jene Masse in der Vagina der von mir untersuchten *Koenenien* ebenfalls für ein Spermatozoenkonglomerat halten, dessen Vorhandensein im Uterus externus uns beim Fehlen eines eigentlichen Receptaculum seminis bei *K. mirabilis* nicht wunderbar erscheinen kann.

Diese Erklärung zwingt uns aber weiter zu dem Schluß, daß die bisher noch völlig unbekannt gebliebenen Männchen von *Koenenia mirabilis* Grassi vor der Zeit zu finden sein dürften, in welcher Grassi, Hansen und ich hauptsächlich gesammelt haben, also vielleicht zwischen Oktober und Januar, oder Februar. Daß dann die Begattung vor der Eireife erfolgt sein muß, ist ja eine Erscheinung, welche zahlreiche Beispiele namentlich unter den Arthropoden zur Seite stehen hat.

2. Bau der männlichen Geschlechtsorgane.

Bedeutend komplizierter und im Zusammenhange damit in größerer Mannigfaltigkeit der Gestaltung sind die männlichen Geschlechtsorgane und Begattungsapparate entwickelt. Von den *Schizonotiden* und *Palpigraden* fehlten mir leider männliche Exemplare zur Untersuchung. Da die ersteren überhaupt noch nicht anatomisch bearbeitet worden sind, so ist der Mangel eines männlichen Untersuchungsobjektes um so empfindlicher, als es sehr interessant gewesen wäre, gerade die männlichen Geschlechtsorgane mit denen der *Thelyphoniden* zu vergleichen, die Verhältnisse bieten, welche den übrigen Pedipalpen, soweit unsere Kenntnisse reichen, ganz fremd sind. Was die *Palpigraden* anlangt, so hat Miss Rucker allerdings die männlichen Genitalorgane der texanischen *Koenenia wheeleri* Rucker beschrieben, doch muß ich leider auf Grund der vergleichenden Anatomie der anderen Pedipalpen und der Erfahrungen, die ich bei der Untersuchung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Koenenia*

mit der Beschreibung dieser Forscherin gemacht habe, manche Zweifel an der Richtigkeit ihrer Darstellung hegen. —

Wie man es bei den in ihrer äußeren Morphologie relativ einförmigen **Thelyphoniden** gar nicht erwarten sollte, begegnen wir je nach den verschiedenen Gattungen manchen Abänderungen in der Formausbildung der einzelnen Abschnitte des männlichen Genitalapparates. Dieser Umstand trägt auch z. T. die Schuld an den negierenden Angaben, welche Tarnani (65) in Bezug auf die Beschreibung Blanchard's (10) gemacht hat. Letztere ist freilich im Hinblick auf die Ausführungsgänge und Anhangsorgane unbrauchbar, obgleich verschiedene Teile derselben bereits ziemlich richtig darin dargestellt sind.

Bei den meisten *Thelyphoniden* stellen die Hoden (t) zwei gestreckte, ziemlich zylindrische Schläuche dar, deren Lage fast genau derjenigen der Ovarien entspricht (Taf. VI, Fig. 82); sie erstrecken sich meist vom 4. bis ins 8. Segment des Opisthosoma. Eine von dieser normalen ganz abweichende Hodenform fand ich bei *Typopeltis amurensis*, bei welcher Form der Hoden allerdings auch schlauchförmig entwickelt ist, dieser Hodenschlauch sich aber in zahlreichen Windungen auf der Körperbauchseite bis ins 9. Segment ausbreitet (Textfig. 63). Schon bei Exemplaren der vorletzten Häutung hat der Hoden die besagte Gestalt. Am hinteren, blinden Ende sind die Hodenschläuche abgerundet; am vorderen verschmälern sie sich ziemlich plötzlich in die zarten meist geraden, seltener etwas gewundenen Vasa deferentia (vd), die stets vor ihrer Einmündung in den unpaaren Uterus internus masculinus zu einem besonderen, von Tarnani (65) „Samenreservoir" benannten Abschnitt sich erweitern, der selbst wiederum für gewöhnlich mehrere Abteilungen unterscheiden läßt und außerdem mit einem Paar sehr eigentümlicher, dorsaler Anhangsschläuche ausgestattet ist.

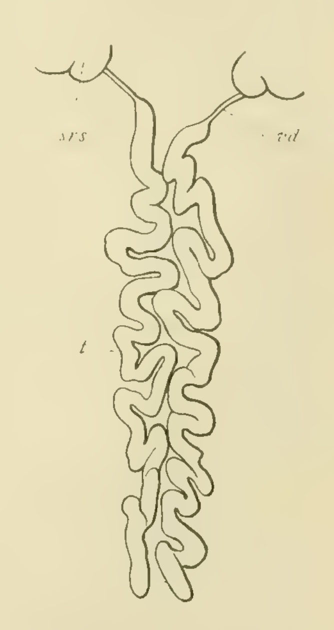


Fig. 63.
Typopeltis amurensis (Tarn.) ♂.
Hoden, Vas deferens und proximaler Teil des Samenreservoirs, von oben gesehen.

Diese Anhangsschläuche, für welche ich (13) den Namen „Dorsalschläuche" in Anwendung gebracht habe, hat zuerst Blanchard für die Gattung *Mastigoproctus* beschrieben und abgebildet; er kannte aber nur einen sehr kleinen, nahe der Einmündung befindlichen Teil des hinteren Paares, wie man deutlich auf seiner Taf. X, Fig. 6 und 7 sehen kann. Tarnani entdeckte später die sich auf dem Rücken des Hinterleibes ausdehnenden Abschnitte jener Dorsalschläuche, anscheinend auf Querschnitten; er fand auch ihre Verbindung mit dem Samenreservoir, ohne jedoch weitere Angaben über den Verlauf und die Anzahl derselben zu machen. Laurie (41) gab dann eine nicht gerade genaue Abbildung der hinteren Partie der Dorsalschläuche, von der vorderen sah er nur einen sehr kleinen Bruchteil. Der Zusammenhang dieses Schlauchsystems mit den Genitalorganen war ihm aber unbekannt geblieben, trotzdem er Tarnani's Abhandlung kannte. Laurie vermutet in den Dorsalschläuchen vielmehr einen Teil des „Blutgefäßsystems", eine ebenso unverständliche Annahme wie jene, daß die Malpighi'schen Gefäße die sezernierenden Abschnitte der großen Ammoniakdrüsen darstellten!

Bei zwei jungen Männchen von *Thelyphonus caudatus*, bei denen die Samenreservoire

noch eine dreilappige Gestalt haben, fand ich jederseits 2 kurze, zarte, schlauchförmige Anhänge (dschl p u. o) von denen der eine am vorderen, der andere am hinteren Ende des äußeren Lappens abging (Taf. VI, Fig. 80, 81). Die kleinen Schläuche zeigten eine einschichtige Wandung und waren am distalen Ende geschlossen. — Später, bei erwachsenen Tieren, sieht man diese Schläuche, die mittlerweile bedeutend stärker geworden sind, ein eigentümliches Netzwerk auf dem Rücken des Hinterleibes und des hinteren Abschnittes des Prosoma bilden. Bei *Mastigoproctus proscorpio* (Taf. VI, Fig. 82), *Thelyphonus caudatus* und *Th. klugi* Krpln. bemerkt man stets zuvorderst 3 Längsstämme, deren mittlerer unter, die seitlichen neben dem Herzen gelegen sind, und die am vorderen Ende durch eine Querbrücke verbunden werden. Die seitlichen Stämme münden hinten, nachdem sie abermals unter sich und mit dem mittleren durch einen Querstamm, der unter dem Herzen verläuft, in Verbindung gesetzt sind, durch je einen kurzen, schräg nach unten gerichteten Ast (dschlag 1) in die Samenreservoire. Die hintere Partie der Dorsalschläuche bildet jederseits 2 Längsstämme, deren einer außenseitlich, der andere innenseitlich der 5 letzten (4.—8.) Dorsoventralmuskeln verläuft; sie sind durch 6 Querstämme verbunden, sodaß das so gebildete Netzwerk der Dorsalschläuche die eben genannten Muskelpaare umspannt. Die vorderste Querbrücke kommuniziert wieder durch einen absteigenden Ast (dschlag 2) mit dem Samenreservoir. Um den Bau des Schlauchsystemes nun noch zu komplizieren, befindet sich ein wenig vor den beiden vordersten Querbrücken ein Querast, welcher die beiderseitigen hinteren Abschnitte der Dorsalschläuche verbindet, und von diesem letztgemeinten Querast gehen 4 kurze Längsäste ab, die ihren vorderen mit dem hinteren Teil vereinigen (Taf. VI, Fig. 82). Zu bemerken ist noch, daß sich die Dorsalschläuche fast überall in Windungen legen. — In Abweichung zu dem eben geschilderten Verhalten scheinen bei *Hypoctonus ranguncnsis* (Oates) nur 2 vordere Längsstämme, die gegenseitig nicht verbunden sind, ausgebildet zu sein, und bei *Typopeltis amurensis* (Tarn.) bleiben die beiderseitigen Schlauchpaare ganz von einander getrennt.

Wichtig bleibt für uns, daß die Dorsalschläuche gemäß ihrer bei *Thelyphonus caudatus* beobachteten Entstehung, mit dem jederseitigen Samenreservoir durch zwei hinter einander in verschiedener Entfernung liegende Öffnungen kommunizieren.

Das Samenreservoir (srs) bietet bei verschiedenen Gattungen ein gar verschiedenes Aussehen. Bei *Thelyphonus caudatus* hat es in der Jugend, wie bereits erwähnt, eine dreilappige Gestalt (Taf. VI, Fig. 80, 81). Der innere Lappen nimmt die Vasa deferentia auf, während der außenseitliche die Dorsalschläuche entsendet. Bei erwachsenen Tieren bilden der mittlere und außenseitliche Lappen einen großen, elliptischen oder schiefovalen Sack; innenseitlich von ihm befindet sich der stark angeschwollene, kugelige oder elliptische Abschnitt, in welchen ventral die Vasa deferentia münden (Taf. VI, Fig. 76). Die entwickelten Samenreservoire bedecken z. T. die tiefer gelegenen großen Vesiculae seminales (sbl), z. T. den vorderen Rand des ersten Lungenpaares (lgp 1). Bei *Thelyphonus klugi* Krpln. fand sich die gleiche Form der ausgebildeten Samenreservoire. Etwas abweichend ist dessen Gestalt bei *Tetrabalius seticauda* (Dol.) Taf. VI, Fig. 84). Hier bleibt anscheinend der außenseitliche Abschnitt mit den Mündungsgängen der Dorsalschläuche vom mittleren Hauptabschnitt getrennt, dagegen verschmilzt der innere mit diesem, und sein ehemaliges Vorhandensein kann man nur noch aus einer seichten Furche schließen, neben welcher ventral der Samenleiter mündet. — Ganz anders ist das Samenreservoir bei *Mastigoproctus proscorpio* (Latr.)

gestaltet (Taf. VI, Fig. 82, 83). Der innere Abschnitt (srs i) gibt sich als der distale, etwas angeschwollene Teil des Vas deferens zu erkennen, während die beiden anderen des jugendlichen *Thelyphonus caudatus* einen langen, bis an den Hinterrand des 4. Hinterleibsringes reichenden, am hinteren Ende schneckenförmig aufgerollten Blindsack darstellen, der sich übrigens schon bei Blanchard (Taf. X, Fig. 6 und 7) abgebildet findet. An der Bauchseite des nicht aufgerollten Teiles dieses Blindsackes ist ein schmaler Damm von dem Schneckenteil bis in die Nähe der Einmündung in den Uterus internus zu verfolgen (Taf. VI, Fig. 83, srsa). Der vordere Mündungsgang der Dorsalschläuche öffnet sich innenseitlich dicht vor dem vorderen angeschwollenen Teil des Vas deferens, der hintere dorsal am Anfange des aufgerollten Teiles, etwa in gleicher Breite mit dem 4. Dorsoventralmuskel, in das blindsackartige Reservoir.

Trotz der zahlreichen Exemplare männlicher *Thelyphoniden* (etwa 20), die ich untersucht habe, gelang es mir nicht, eine Anastomose der beiderseitigen Samenreservoire zu beobachten, von der Tarnani (65) in seinem schon öfter zitierten Aufsatze spricht. Da ich 2 *Thelyphonus caudatus*, welche gerade im Momente eines Samenergusses getötet waren, auch auf diesen Punkt hin genau geprüft habe, — also Tiere, deren völlige Geschlechtsreife ganz außer Zweifel steht —, ohne daß ich auch nur ein etwas anderes Bild von der Gestalt der Samenreservoire erhalten hätte, als wie es in Fig. 76 (Taf. VI) dargestellt ist, so möchte ich vorläufig die Richtigkeit der Angabe Tarnani's in Frage stellen.

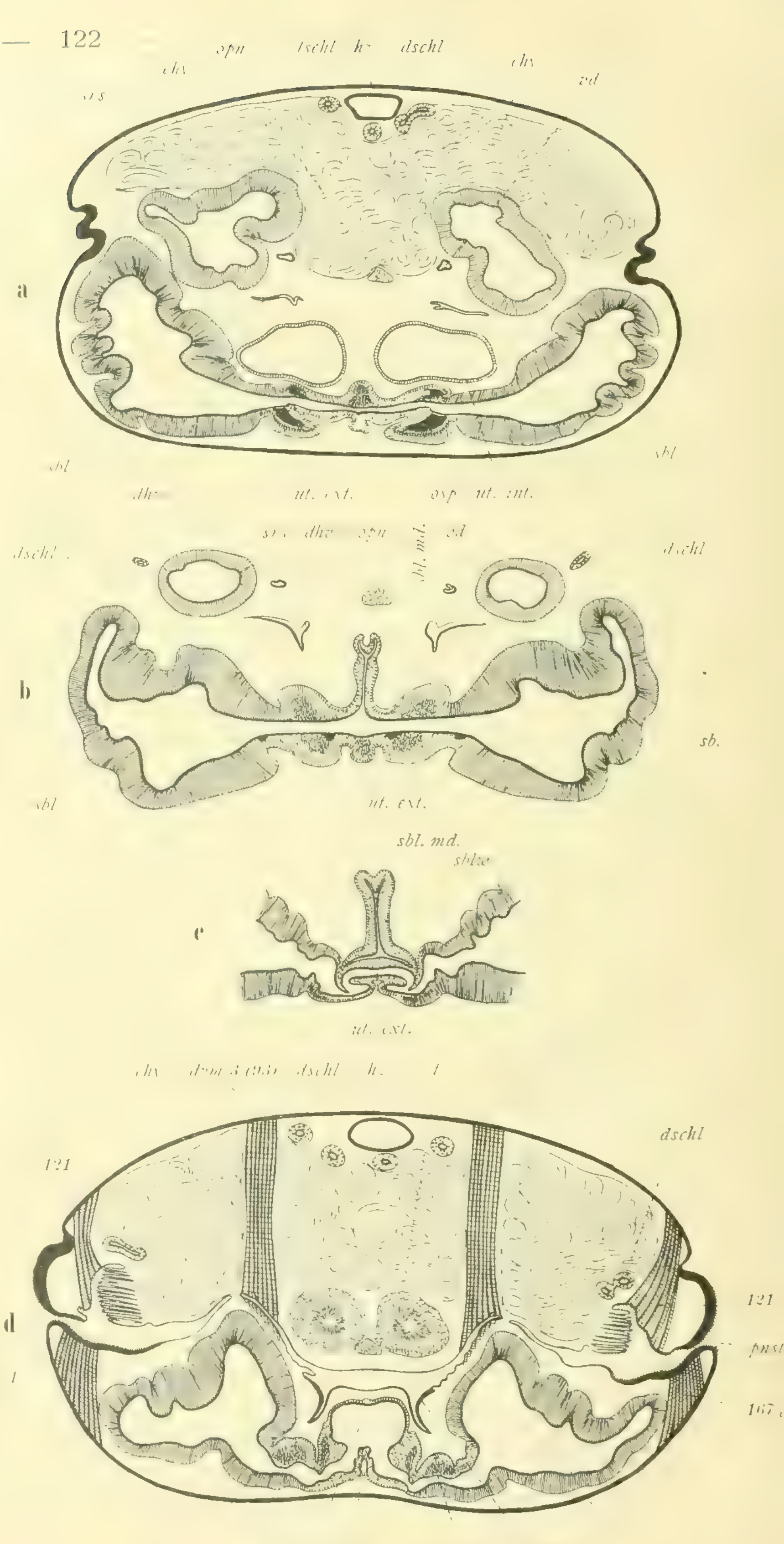
Die letzteren öffnen sich bei jungen Tieren durch breite Ausführungsgänge in den Uterus internus (srsag, Taf. VI, Fig. 81), bei geschlechtsreifen Tieren ist dieser aber so sehr erweitert, daß man von einem Ausführungsgang der Samenreservoire nicht mehr sprechen kann (Fig. 76, 77, Taf. VI). Ihre Einmündung in den Uterus internus masculinus entspricht genau derjenigen der Eileiter in den Uterus internus femininus, und wie dieser, so liegt auch jener ventral von der Nervenkette. Sein vorderer Rand ist bei erwachsenen Tieren meist etwas eingebuchtet.

Durch einen schmalen Chitinring (osp) ist er mit dem Uterus externus verbunden (Taf. VI, Fig. 79, Textfig. 64 a), welcher eine durch verschiedene Anhänge und Apodeme ausgezeichnete und mit den beiderseitigen Lungenöffnungen in voller Kommunikation stehende, am Hinterrande des großen zweiten Urosternits und in der vollen Breite desselben sich öffnende Höhle darstellt. Die Gestalt und Lage dieser Höhle ist bisher nicht richtig beschrieben worden; sie liegt in ihrer ganzen Ausdehnung hinter dem Uterus internus und nicht über diesem, was Tarnani angibt. Wie man aus den Figuren 76—79, Taf. VI und dem Schema Textfig. 69 erkennen kann, zerfällt sie vorn in zwei übereinander liegende Abschnitte, die hinten miteinander vereinigt sind (ut. ext. und dh). Der untere Abschnitt trägt direkt hinter dem Chitinringe, der Uterus externus und internus trennt, einen unpaaren, dick, aber weich chitinisierten medianen Anhang (sbl. md), den schon Tarnani gekannt hat. Nur bei den beiden oben angeführten, im Samenergusse getöteten *Thelyphonus caudatus* fand ich ihn, wie auch die Samenblasen, mit Spermatozoen und Samenflüssigkeit prall gefüllt, während sein Lumen für gewöhnlich durch die eng aneinander liegenden chitinigen Wände auf ein Minimum reduziert ist, sodaß es den Anschein gewährt, als sei jener mediane Blindsack nur eine wulstartige Verdickung der Wand des Uterus externus (Textfig. 64 b u. c, Taf. VI, Fig. 76). Seine Gestalt ist aus den Figuren zur Genüge ersichtlich, seine Öffnung erkennt man in Fig. 79,

Fig. 64.

[illegible]

S[illegible] Querschnitte durch den männlichen Genitalapparat, teils in situ, teils isoliert. a Schnitt durch das Genitalsegment in der Breite der inneren Geschlechtsöffnung, die an der mit ut. ext. bezeichneten Stelle etwa gelegen ist; getroffen sind in derselben Figur die seitlichen Samenblasen (sbl), die vordersten, über der inneren Geschlechtsöffnung gelegenen, Räume des Uterus internus (ut. int.), die Samenreservoire (srs), Vasa deferentia (vd), die vorderen Zipfel der dorsalen Abteilung des Uterus externus (dhvz), einige Schlingen der Dorsalschläuche (dschl) neben dem Herzen (hz), die mittlere Hinterleibsnervenkette (opn) und zahlreiche Divertikel des Chylusdarmes (chy); osp bezeichnet die auf dem Schnitt noch getroffenen Teile des die innere Geschlechtsöffnung umschließenden Ringes, der aus starkem Chitin besteht; die über dem Uterus gelegenen Segmentmuskeln sind auch hier nicht gezeichnet. b Ein Schnitt durch eine etwas weiter hinten gelegene Partie; außer dem Mittelnerven (opn) sind nur die Teile des Genitalapparates gezeichnet, zu denen als neu die mediane Samenblase (sbl. md.) hinzukommt, die sich auf diesem Schnitt in den Uterus externus öffnet. c Nur die mittlere Partie des Uterus externus, der noch die Höhlung der medianen Samenblase (sbl. md.) und ferner den vorderen Teil des ventralen Kieles des Uterus externus zeigt, der von einer Falte der Rückenwand dicht hinter der Öffnung der medianen Samenblase umspannt wird (cf. Fig. 79, Taf. VI). d Der Schnitt entspricht dem der Textfig. 64 a. Man erkennt die beiden hier noch voneinander getrennten Abteilungen des Uterus externus (ut. ext. und dh), das von der oberen abgehende hohle Apodem des 3. Dorsoventralmuskels (dvm 3), die Schließlappen der seitlichen Samenblasen (sbl. shl.), den ventralen Kiel (vtkl), die Chitinspangen (chsp. ut.) [cf. Fig. 77, 79, Taf. VI], die Pneumostome und einige noch angeschnittene Blätter des 1 Lungenpaares (lgp 1, pnst) und sieht gleichzeitig, wie der äußere respiratorische Raum sich den seitlichen Apodemen des Uterus externus nähert, um auf einigen weiter hinten gelegenen Schnitten sich mit ihm zu vereinen (cf. Fig. 74, 75, 76, Taf. VI). Außerdem sehen wir noch die Hoden (t), einige angeschnittene Dorsalschläuche (dschl), das Herz (hz), Chylusdarm (chy) etc.; die über dem Uterus gelegenen Segmentmuskeln sind nicht gezeichnet.



Taf. VI (sbl. md. o), wo die dorsale Wand des unteren Abschnittes des Uterus externus (dw) in geeigneter Weise umgeschlagen ist.

Seitlich münden in den unteren Raum des Uterus externus 2 große, sehr dickwandige Samenblasen (sbl), deren Öffnungen von faltigen Lappen (sbl. shl.) verschlossen werden (Taf. VI, Fig. 77). Die Gestalt der Samenblasen ist einfach sackförmig; von Nebenblindsäcken finden sich bei *Thelyphonus caudatus* nur Andeutungen in Form zweier Wülste (Taf. VI, Fig. 76). Bei *Thelyphonus (caudatus, klugi)*, *Tetrabalius (seticauda)*, *Hypoctonus (rangunensis)* und *Typopeltis (amurensis)* reichen die Vesiculae seminales nur bis an die Seitenwand des Körpers (Taf. VI, Fig. 76—78). Bei *Mastigoproctus (proscorpio)* stellen sie dagegen einen schief **S**-förmig gewundenen Blindsack dar, dessen blindes Ende sich nach vorne richtet und dorsal über die Samenreservoire legt (Taf. VI, Fig. 82). Öffnet man einen *Mastigoproctus* (♂) vom Rücken aus, so fallen diese blinden Enden der Samenblasen sofort auf, da sie nicht von Chylusläppchen des Mitteldarmes bedeckt sind; und Blanchard, dessen Untersuchungen offenbar ein *Mastigoproctus* zu Grunde gelegen hat, beschreibt sie schon als eine „poche de l'aspect d'un disque", dessen Bedeutung ihm aber entgangen ist.

Zwischen den (seitlichen) Öffnungslappen der Samenblasen ist ein mittlerer unpaarer entwickelt (f. md.), welcher die obere und untere Abteilung des Uterus externus trennen hilft (Taf. VI, Fig. 77). Die seitlichen Lappen werden dorsal durch starke Chitinspangen (chsp. ut) gehalten, und auch der mittlere ist dorsal in ziemlicher Ausdehnung stärker chitinisiert (Taf. VI, Fig. 77, 81). Die seitlichen Chitinspangen divergieren nach vorn zu, wo sie, im Zusammenhang mit der dorsalen (hinteren) Decke des Uterus externus, jederseits einen hohlen Zipfel bilden, der den Muskeln No. 162 und 165 zur Anheftung dient. Bei den jungen Tieren sind diese Zipfel noch kaum als solche vorhanden, wenn auch die beiden genannten Muskeln nicht fehlen (Taf. VI, Fig. 80, 81), und die erwähnten Chitinspangen haben ihre definitive Gestalt noch nicht angenommen. Diese dienen im Verein mit den gleich noch zu erwähnenden Apodemen der Insertion des Muskels 164, der eine nach hinten, resp. außen gerichtete Bewegung derselben ermöglichen und somit während der Begattung als protrusor penis wirken dürfte. Ihm wirkt als retractor penis der Muskel 162 entgegen. Die eben beschriebenen dorsalen Chitinspangen treten in ziemlich enge Verbinbindung mit 2 etwas mehr ventral und hinten, resp. außen gelegenen Spangen (chsp. vl. ut.), welche die seitlichen Ausläufer einer hinten breiten und nach vorn sich verjüngenden Chitinplatte (chsp. v. ut.) sind, die den hinteren, äußeren Teil der ventralen Wand des Uterus externus bildet (Taf. VI, Fig. 77—79, 81). Bei den jungen Tieren ist diese Verbindung noch nicht hergestellt, doch erkennt man bei ihnen sehr gut den Zusammenhang der ventralen breiten Chitinspangen (vl. ut.) mit jener Platte. Diese letztere geht nicht unmittelbar in die große, feste Platte des Genitaloperculums über, sondern ist von dieser durch eine etwas schwächer chitinisierte Verbindungshaut getrennt (Taf. VI, Fig. 74, 75).

Von dem oben erwähnten Chitinringe, welcher sich am inneren (vorderen) Ende des Uterus externus befindet, zieht sich bis an den vorderen Rand jener ventralen (hinteren) Platte ein Kiel hin, der vorn breit und flach ist, nach hinten zu aber schmäler wird und seine größte Höhe am hinteren Ende erreicht (utkl, Taf. VI, Fig. 78, 79).

Bisher haben wir noch ganz die dorsale Wand des Uterus externus außer Acht gelassen, die naturgemäß nichts anderes als eine vordere Verlängerung des 3. Urosternits ist,

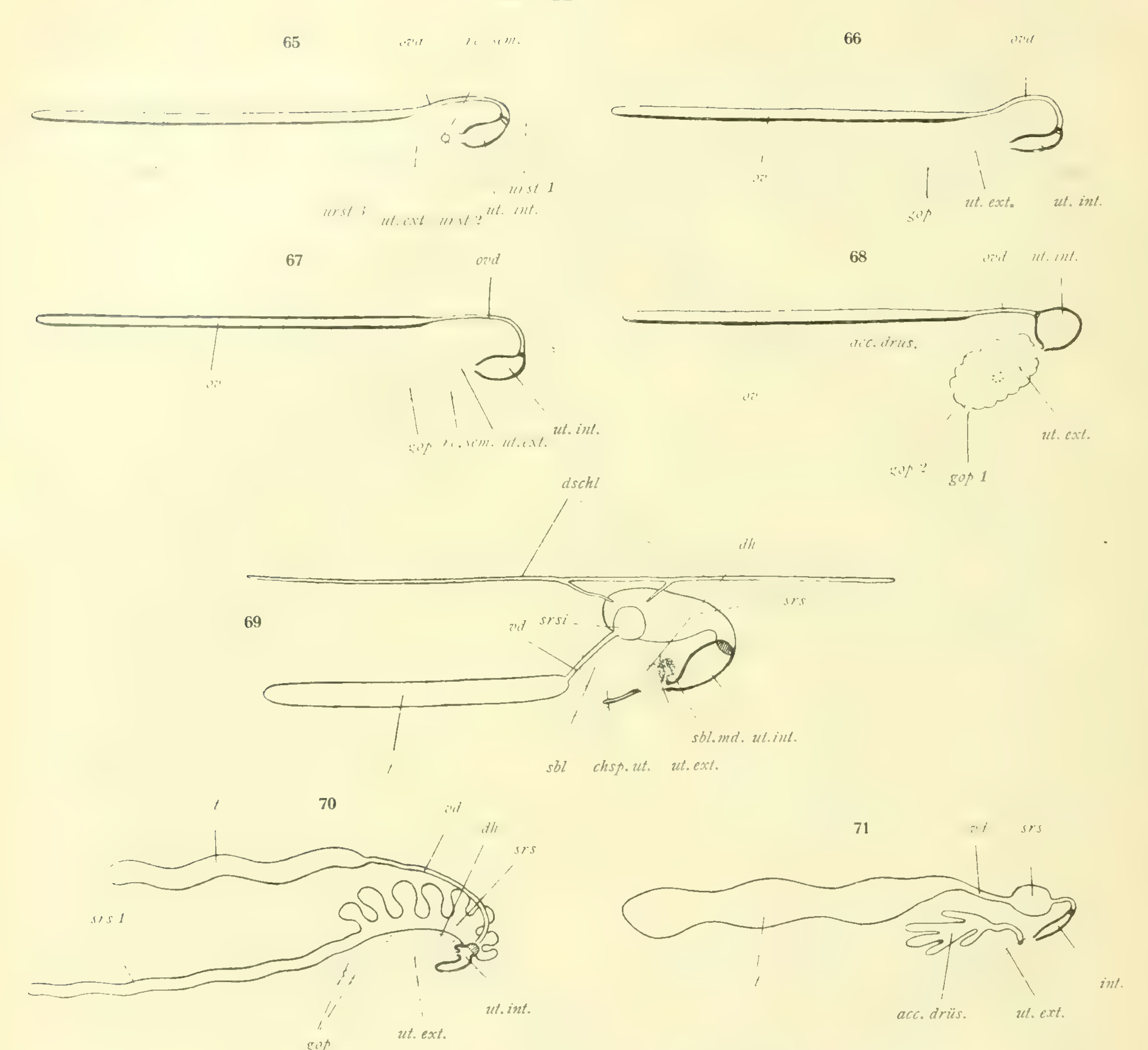


Fig. 65—68. Schemata der weiblichen Geschlechtsorgane der Pedipalpen.
65 von *Thelyphonus*, **66** von *Tarantula*, **67** von *Trithyreus cambridgei* (Thor.), **68** von *Koenenia mirabilis* (Gr.).
Die chitinisierten Teile sind mit punktierten Linien, der Uterus internus in dicken, die übrigen Teile in dünnen ausgezogenen Linien dargestellt; der dicke Strich am Ovarium gibt die Bildungszone der Eier an. Nur die linke Hälfte der Genitalapparate ist gezeichnet, Uterus internus und externus sind sagittal durchschnitten, von der Innenseite gesehen.

Fig. 69—71. Schemata der männlichen Geschlechtsorgane der Pedipalpen.
69 von *Thelyphonus caudatus* (L.), **70** von *Tarantula marginemaculata* (C. L. K.), **71** von *Koenenia wheeleri* Rucker (konstruiert nach A. Rucker). Ausführung der Figuren wie bei 65—68.

srs_1 = nach hinten verlängerter Schlauch des Samenreservoires bei *Tarantulinen* (Textfig. 70).

wie wir es schon beim Uterus externus femininus gesehen haben. Wenn man einen männlichen *Thelyphonus caudatus* vom Rücken her aufpräpariert, so stößt man im vorderen Teil des Hinterleibes nach Entfernung des Herzens, des Darmtraktus, der Dorsalschläuche, des Nervensystems und einiger Muskeln auf die Rückendecke des Uterus externus masculinus, und erhält ein Bild, wie es in der Fig. 76, Taf. VI wiedergegeben ist. Wir erkennen zwischen dem ersten Lungenpaar die Einstülpung, resp. Verlängerung der 3. Bauchplatte (ut. ext. d), die in die oben beschriebenen blinden Anhänge (dvhz) ausläuft. Hinter diesem ersten Zipfelpaar liegt ein zweites, etwas anders gestaltetes (ap. 93), das verschiedenen Muskeln zur Anheftung dient, an dem vor allen aber der 3. Dorsoventralmuskel seinen ventralen Insertionspunkt findet. Die zwischen diesen beiden Punkten gelegene Partie der Dorsaldecke des Uterus externus ist stark chitinisiert; das Chitin ist in Falten gelegt und hat ein Aussehen, wie es Fig. 76, Taf. VI veranschaulicht (ut. ext. d). Wie es nicht anders zu erwarten ist, steigt die Rückenwand des Uterus von vorn nach hinten allmählich herab, bis sie am hinteren Ende in das Sternit des Postgenitalsegmentes übergeht. Bei jungen Tieren erkennen wir die gleichen Teile der äußeren Geschlechtshöhle wieder, wenn auch ihre Ausgestaltung nicht ganz derjenigen der erwachsenen Tiere gleicht.

Das Lumen der Samenblasen stellt einen langen, der Mediane des Körpers ungefähr gleichgerichteten, gebogenen Spalt dar (Taf. VI, Fig. 77, 78). Wenn man die Lappen, die ihn von oben bedecken, entfernt und die obere Wand der Vesiculae seminales abhebt, bemerkt man, daß sich die Höhlung der letzteren auch ein wenig unter die Bauchwand des Uterus externus erstreckt (Taf. VI, Fig. 78, 79). Die Wandung der Samenblasen ist bei erwachsenen Tieren meist stark gefaltet.

Das weiter oben behandelte Chitingerüst, welches die Öffnungen der Samenblasen umschließt, wirkt in Gemeinschaft mit den an demselben befestigten und dehnbaren Lappen bei der Begattung (die bisher leider noch nicht beobachtet zu sein scheint) wahrscheinlich als eine Art Penis, der jedoch im Verhältnis zu dem der männlichen *Tarantuliden* noch recht wenig entwickelt ist. Seine Gestalt wechselt nur wenig, dürfte aber mit Hilfe des Mikroskops systematisch verwertbar sein. Fig 75, Taf. VI, welche sich auf *Mastigoproctus proscorpio* bezieht, zeigt z. B., daß hier der mittlere Lappen mit seiner Chitinversteifung (chsp. m. ut.) im Vergleich zu den seitlichen bedeutend kleiner ist als bei *Thelyphonus caudatus*. Übrigens hat auch die stark chitinisierte mittlere Partie der Rückendecke des Uterus externus bei *Thelyphonus caudatus* eine breitere Gestalt im Vergleich zu *Mastigoproctus proscorpio*, bei dem dieselbe einen ziemlich hohen Kiel bildet, der im Ruhezustande der Geschlechtsorgane in der Vertiefung gelagert ist, die sich zwischen den großen Öffnungslappen der Samenblasen befindet (Taf. VI, Fig. 74, 75, ut. ext. d).

Wie schon weiter oben angedeutet wurde, ist bei den männlichen *Thelyphoniden* die Öffnung des 1. Lungenpaares nicht von der geräumigen Höhle des Uterus externus abgetrennt, wie es bei den weiblichen Tieren der Fall ist. Vielmehr erkennen wir, wenn die breite Spalte der Genitalöffnung genügend weit geöffnet ist, wie es die Fig. 74 und 75 Taf. VI zeigen, seitlich je eine ziemlich kleine, ovale Vertiefung, die in den äußeren Luftraum der Lunge führt, und wenn man genau zusieht, bemerkt man auch eine Anzahl jener Spaltöffnungen, durch welche die Luft in die bekannten Lungenblätter ein- und ausströmt.

Mit Ausnahme verschiedener schon beschriebener Partieen ist das Chitin des äußeren

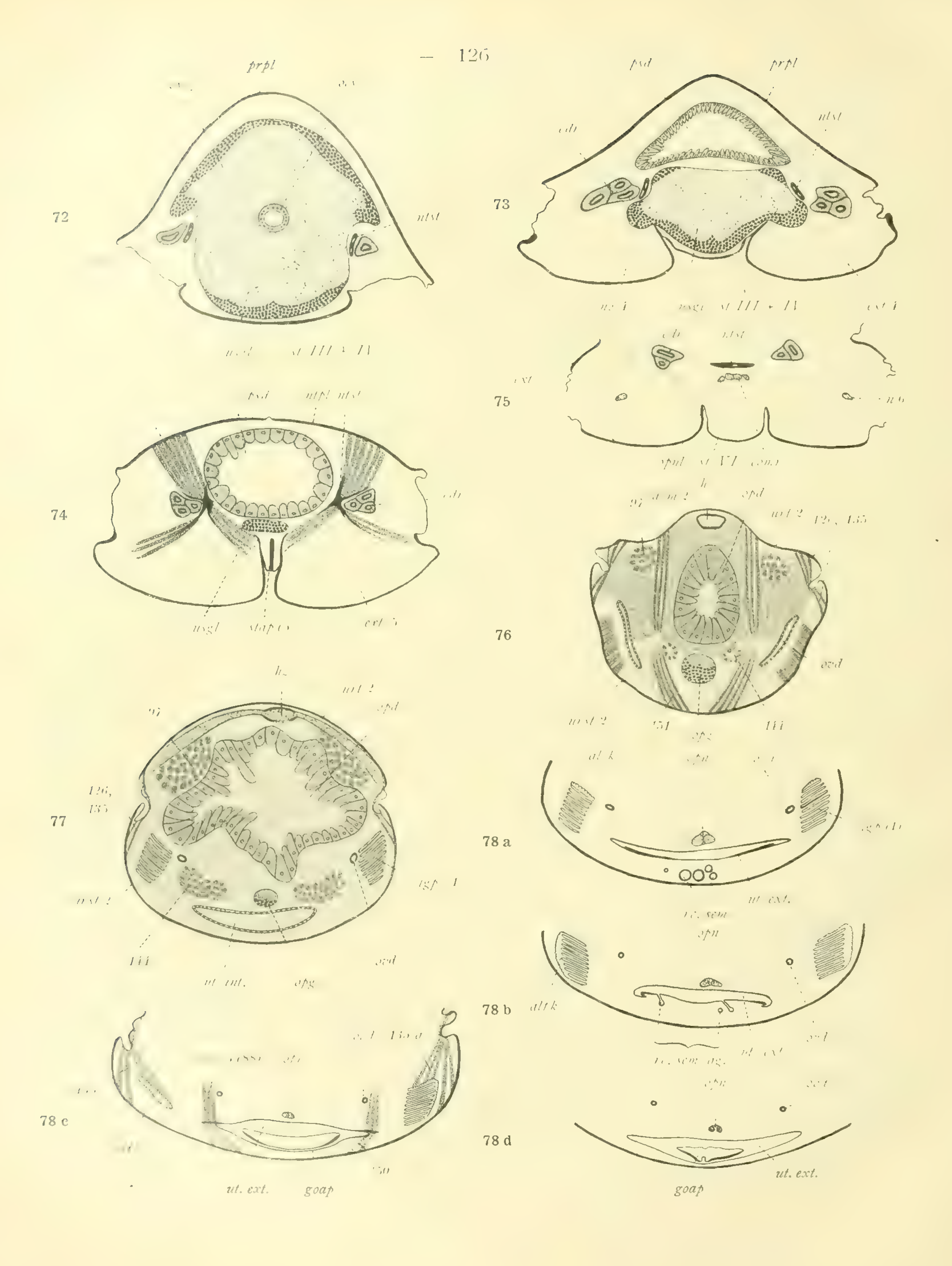

72
73
74
75
76
77
78 a
78 b
78 c
78 d
prpl
psd
prpl
ntst
ut. ext.
goap
ut. ext.
goap

Fig. 72—80. Querschnittserie durch *Trithyreus cambridgei* (Thor.).

Fig. 72. Querschnitt, geführt zwischen Extremität 3 und 4, man sieht die relativ sehr große Centralganglienmasse, vom Oesophagus (oes) durchbohrt, seitlich von ihr die Vorderhörner des Entosternums (ntst) und die Ausführungskanäle der Coxaldrüse (cdr); die Kerne des Oesophagus sind eingezeichnet, die Ganglienkerne des Nervensystems ebenfalls, die sogen. Punktsubstanz ist unregelmäßig punktiert.

Fig. 73. Querschnitt durch den hinteren Teil der Hüfte der 4. Extremität (ext. 4). Vom Centralnervensystem ist das Unterschlundganglion mit den Ganglien der Nerven der 4. Extremität (ng 4) getroffen, ferner der prosomale Mitteldarm mit seinem einfachen Divertikel (psd), die Seitenstämme des Entosternums und die Coxaldrüse.

Fig. 74. Schnitt durch die Hüfte der 5. Extremität. Vom Unterschlundganglion sieht man nur noch das kleine Hinterende (usgl), der prosomale Mitteldarm hat an Umfang zugenommen (psd), Coxaldrüse, das sternale Apodem (stap 5) und der Muskel c des Entosternums (cf. Textfig. 14), sowie dessen Seitenstämme sind noch getroffen.

Fig. 75. Schnitt durch die Hüfte der 6. Extremität, die Hinterfläche des Entosternums, Coxaldrüse, den Nerven der 6. Extremität (n 6), die Kommissur des Unterschlund- und Hinterleibsganglions (comr) und die Nervenstränge der vorderen Hinterleibssegmente (opnl) zeigend.

Fig. 76. Schnitt durch den vorderen Teil des Genitalsegmentes. Getroffen sind u. a. die herabsteigenden Eileiter (ovd), das Herz (hz), der noch einfache Mitteldarm (opd), das Hinterleibsganglion (opg) und einige Muskeln, deren Nummern mit denen der Tarantuliden (Fig. 14, 65, 89, 91, Taf. III, V, VI) im Einklang stehen.

Fig. 77. Schnitt durch den mittleren Teil des Genitalsegmentes, welcher Uterus internus (ut. int.), Eileiter (ovd), Hinterleibsganglion (opg), die Lungenblätter (in unverminderter Zahl [lgp (1)]), die weiten 1. Darmdivertikel (opd) [cf. Textfig. 42] und das Herz (hz) durch das vordere Ostiolenpaar getroffen hat. Das Fett-Zwischengewebe ist nicht gezeichnet, wohl dagegen in Textfig. 76, 79 und 80.

Fig. 78. Schnitte durch den Uterus externus und nahegelegene wichtige Organe. a) durch die vordere (innere) Partie desselben; von der äußeren Luftkammer (alfk) der Lungen ist erst der vorderste Teil zu sehen, die Receptacula seminis (rc. sem.) sind z. T. durch ihre Endbläschen getroffen; über dem Uterus liegt die mittlere opisthosomale Nervenkette (opn); 2 breite Chitinplatten liegen in der unteren Wand des Uterus externus. b) ein weiter hinten geführter Schnitt; von der äußeren Luftkammer ist der seitliche Raum bereits geschlossen, die Gonopoden beginnen sich von der unteren Wand des Uterus externus abzuheben und 2 der Receptacula seminis münden schon in diesen ein (rc. sem. ag.). c) noch weiter hinten geführter Schnitt; von der linken Lunge ist nur noch die äußere Luftkammer (alfk) zu sehen, die Gonopoden liegen mit ihrer einheitlichen Basis frei im Uterus (goap) und dieser zeigt auch hier das Apodem des 3. Dorsoventralmuskels (dvm 8); auf der oberen Wand der alfk sitzen Muskeln wie bei den Tarantuliden. d) der Uterus externus, in dessen Höhlung man den 2spitzigen Geschlechtsanhang (goap) sieht, ist nahe seiner Außenöffnung getroffen.

Fig. 79. Querschnitt durch das 4. Hinterleibssegment, zur Demonstration der wenig gelappten, durch ein weites Lumen mit dem Mitteldarmrohr kommunizierenden Chylusdivertikel (opdv); im Fettgewebe sieht man Querschnitte durch sogen. Malpighi'sche Gefäße (mpg) und das unpaare Ovarium (ov), an dessen Unterseite ein Ei (o) hängt.

Fig. 80. Schnitt durch das letzte Dorsoventralmuskelpaar (dvm 6); die Chylusdarmdivertikel sind auch hier einfach, aber vom mittleren Darmrohr, in welches die Malpighi'schen Gefäße (mpg) einmünden, getrennt. Das unpaare Ovarium zeigt unten 3 große Eier (die beiden seitlichen hängen vorderhalb der Dorsoventralmuskel am Ovarialschlauch) und oben 3 kleine.

Fig. 81—101. Querschnittserie durch *Koenenia mirabilis* Gr. ♀.

Die Ausführung der Figuren ist eine ähnliche wie in den Figuren 72—80.

Fig. 81. Schnitt durch die Basis der Cheliceren, die Chelicerenscheidewand (ap. sch.) und den Mundhügel.

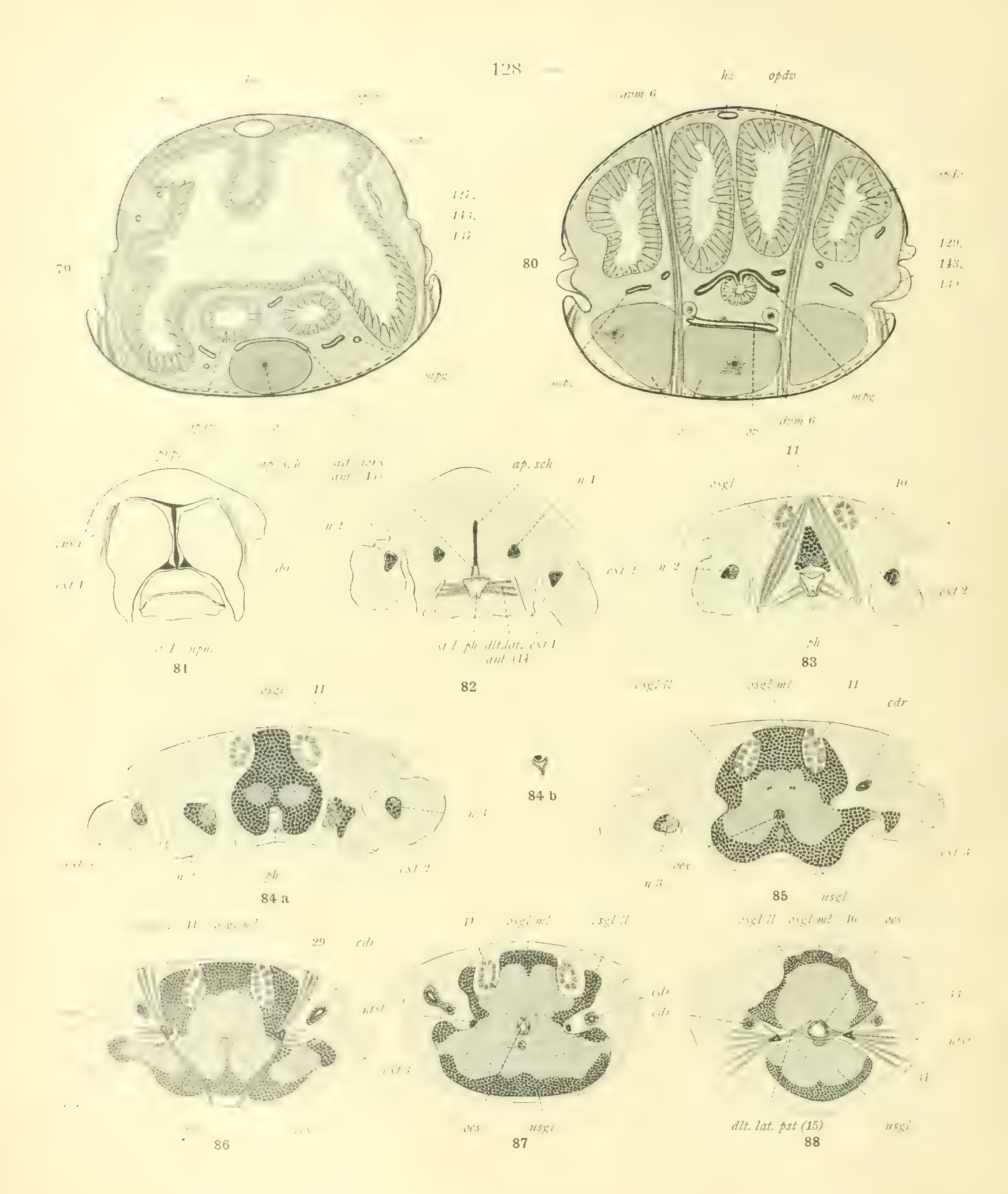
Fig. 82. Der Schnitt ist etwas weiter hinten geführt, die Basis der unteren Chelicerenwand (ext 1) ist noch getroffen, auch die Hüfte der 2. Extremität und die Nerven der beiden (n 1 und n 2); der Pharynx ist vierkantig (ph) und besitzt die normalen Muskeln.

Fig. 83. Schnitt durch die Basis der 2. Extremität; das Oberschlundganglion (osgl) ist angeschnitten, der Pharynx (ph) ist ähnlich wie in Textfig. 82, die Chelicerenmuskeln 10 und 11 sind zu sehen [cf. Textfig. 27 und 28].

Fig. 84a. Schnitt durch die vordere Basis der 3. Extremität; das Gehirn hat merklich an Umfang zugenommen, der Pharynx entbehrt bereits der Muskulatur, der Chelicerenmuskel 11 legt sich dem Gehirn seitlich an, und der Nerv der 3. Extremität ist durchschnitten (n 3).

Fig. 84b. Querschnitt durch den Pharynx dicht hinter seinem Eintritt in die Centralnervenmasse.

Fig. 85. Schnitt durch die hintere Basis der 3. Extremität; die rechte Coxaldrüse (cdr) ist bereits durchschnitten, der rechte Nerv der 3. Extremität vereinigt sich mit dem Unterschlundganglion, der Chelicerennerv 11 hat sich zwischen den Mittel- (osgl ml) und die Seitenlappen (osgl ll) des Gehirnes gelegt und der Oesophagus (oes) liegt inmitten der großen Ganglienmasse. Unter ihm liegen 3 Muskelfasern im Querschnitt, deren Bedeutung mir unbekannt geblieben ist (cf. Textfig. 86—88); vielleicht ziehen sie an den hintersten Teil des Oesophagus (?).


hz
opdv
dvm 6
129,
143,
80
mbg
dvm 6
ap. sch
n 1
cxt 2
n 2
st 1 ph dlt.lat. cxt 1
ant (14
81
82
83
ph
cxt 2
84 b
84 a
ph
cxt 2
cdr
oes
85
usgl
cdr
cdr
oes
usgl
dlt. lat. pst (15)
usgl
86
87
88

Geschlechtshofes zart und durchscheinend; an seiner ventralen Wand geht es allmählich in den stärker chitinisierten und meist bräunlich gefärbten „Umschlag des Genitaloperculums“ über.

Die Geschlechtsorgane der männlichen **Tarantuliden** sind etwas einfacher gebaut als die der männlichen *Thelyphoniden*, und nur die Faltenbildungen des Uterus externus (Gonopoden resp. Penis) bieten in den feineren Bauverhältnissen einigermaßen schwerverständliche Verhältnisse. Bei allen Formen unterscheiden wir ein Paar Hoden, ein Paar Vasa deferentia, ein Paar mehr oder weniger stark verzweigter Samenreservoire, welche hier eher als Anhänge des sehr kurzen Uterus internus, denn als Differenzierungen der Samenleiter erscheinen, und wiederum einen Uterus externus, dessen Höhlung durch zahlreiche Falten in verschiedene neben und übereinander gelegene Räume zerfällt und durch lappige Anhänge, die als Penis fungieren, ausgezeichnet ist.

Die Hoden liegen im Gegensatz zu den *Thelyphoniden*, bei denen sie ventral vom Darmkanal gelagert sind, dorsal von diesem, zwischen den Dorsoventralmuskeln und neben dem Herzen, das sie nach hinten zu meist nicht an Länge übertreffen. Die Hoden (t) stellen schlangenförmig gewundene Schläuche dar, die für gewöhnlich völlig unabhängig von einander verlaufen; sie erstrecken sich normalerweise vom 4. bis zum 7. oder 8. Dorsoventralmuskel. Ihr hinteres Ende ist wie bei den *Thelyphoniden* abgerundet, während sie vorn mehr oder weniger plötzlich in die meist engröhrigen, ebenfalls etwas gewundenen Vasa deferentia (vd) übergehen, die bis ziemlich an den Vorderrand des Genitalsegmentes verlaufen und dort sich ventralwärts umbiegen, um dann erst, getrennt und gleichzeitig mit dem Ausführungsgange der verzweigten Samenreservoire (srs) in den breiten, aber sehr kurzen Uterus internus zu münden (Taf. VI, Fig. 87,89,93; vergl. auch die Schnittserie Textfig. 102—104). Die Samenleiter sind stets einfach und unverzweigt, niemals boten sie ein Bild, wie es Blanchard für *Tarantula (palmata?)* gegeben und beschrieben hat (Tafel XI, Fig. 2 und 3). — Einen ganz abweichenden Bau des Hodens und der Samenleiter fand ich nur einmal bei einem Männchen von *Damon variegatus Perty* (Taf. VI, Fig. 88). Bei diesem Tier war die Lagerung dieser Organe im Allgemeinen die gleiche, auffälligerweise waren aber die Hoden (tl) in zahlreiche Windungen und Schlingen gelegt, und die Vasa deferentia, welche sonst so deutlich vom eigentlichen Testis abgesetzt sind, zeigten dieselbe Dicke wie dieser und auch ähnliche Windungen. Zwischen beiden Hodenschläuchen fand sich noch ein mittlerer, unpaarer (tm), der mit jenen in Kommunikation stand, und ebenso waren auch die beiden hinteren Enden der Hoden mit einander verwachsen. Da ich nur einen männlichen *Damon variegatus* zur Untersuchung erhalten hatte, dessen Konservierungszustand überdies keineswegs hervorragend war, so läßt sich leider noch nicht entscheiden, ob wir hier ein normales Verhalten vor uns haben oder nicht. —

Die Samenreservoire (srs) dehnen sich an der Ventralseite des 2.—4. Hinterleibsringes aus und entsprechen in ihrer Lage ganz den gleichnamigen Abschnitten der Genitalorgane der männlichen *Thelyphoniden*. Ihre Gestalt geht zur Genüge aus den Fig. 87—89 Taf. VI hervor; sie setzen sich aus zahlreichen kleineren und größeren Läppchen zusammen, die durch einen Hauptkanal mit dem Uterus internus, ventral vom voluminösen „Penis“, in Verbindung stehen (Taf. VI, Fig. 90, 93, 94, Taf. VII, Fig. 95 a). Die Zahl ihrer Verzweigungen ist je nach der Größe der Tiere eine verschiedene; bei den kleinen Formen, von denen ich *Charinus seychellarum* Krpln. untersucht habe, naturgemäß bedeutend geringer als bei den

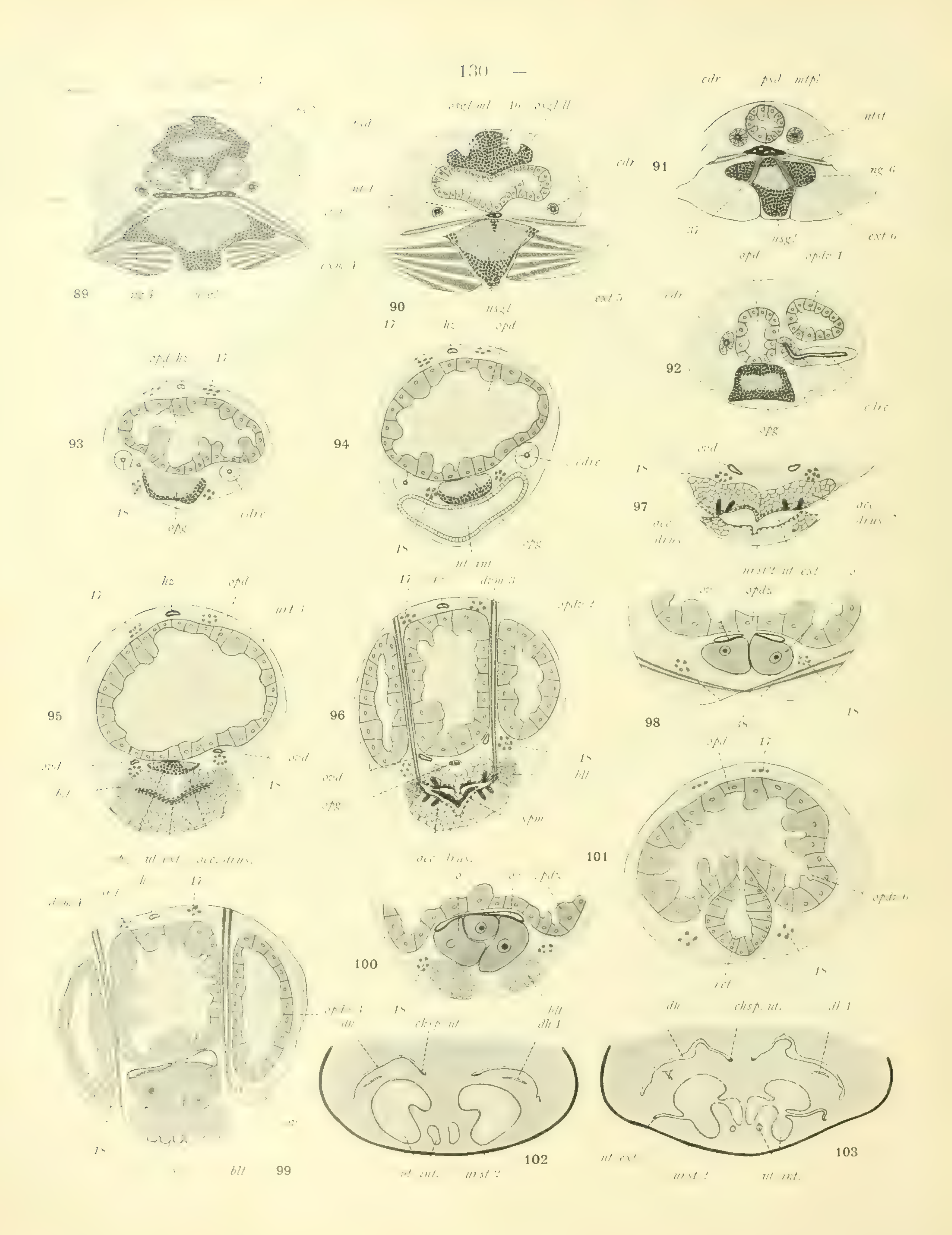

89
90
91
92
93
94
95
96
97
98
99
100
101
102
103
cdr
psd
mtpi
ntst
ng 6
usgl
ext 6
opd
opdz 1
ext 5
cdrc
opg
ovd
acc
drus
17
hz
18
ut int
dzm 3
opdz 2
blt
spm
ut ext
acc. drus.
opdz 6
rct
dh
chsp. ut.
dh 1
ut int.
ut ext

Fig. 86. Der Schnitt ist dicht hinter dem der Textfig. 85 geführt; man erkennt die gleichen Teile, außerdem aber noch die linke Coxaldrüse, die Vorderhörner des Entosternums und die von ihnen ausgehenden Apophysenmuskeln 29 und 30 (cf. Textfig. 17).

Fig. 87. Schnitt ziemlich dicht hinter der 3. Extremität geführt; die Seitenlappen des Gehirns werden wieder kleiner, der Oesophagus wird weiter und besitzt nur noch eine äußerst zarte Chitinbekleidung.

Fig. 88. Schnitt durch die postcerebrale Schlundpumpe mit ihren seitlichen Dilatator-Muskeln (15); die Kommissurbrücke zwischen osgl und usgl ist nicht mehr getroffen, der entosternale Apophysenmuskel 34 und die Wurzel der No. 33 sind zu sehen. Das Vorderende des dorsalen prosomalen Längsmuskels 16 (cf. Textfig 28) ist durchschnitten.

Fig. 89. Schnitt durch die Basis der 4. Extremität; das Gehirn nimmt merklich an Größe ab, die Ganglien des Nerven der 4. Extremität (ng 4), die vordere Querbrücke des Entosternums, der vorderste Teil des prosomalen Mitteldarmes (psd) und der Divertikel (psdv) und Coxalmuskeln der 4. Extremität sind getroffen worden außer den aus den vorhergehenden Figuren bekannten Organen.

Fig. 90. Schnitt durch die Hüfte der 5. Extremität; das prosomale Mitteldarmdivertikel kommuniziert ähnlich wie bei Trithyreus (Textfig. 73) mit dem Mittelrohr (psd), Gehirn und Unterschlundganglion haben an Größe abgenommen, der Längsmuskel 16 hat fast sein hinteres Ende erreicht, und das Entosternum ist hinter dem Apophysenmuskel 35 (Textfig. 17) durchschnitten.

Fig. 91. Schnitt durch die Hüfte der 6. Extremität; man sieht nur noch den prosomalen Mitteldarm (psd), die Coxaldrüsen (cdr), das Unterschlundganglion, die Ganglien der 6. Extremität (ng 6), und die Endplatte des Entosternums mit dem ventralen Muskel 37.

Fig. 92. Schnitt durch den Vorderteil des Genitalsegmentes, etwas schräg geführt; man sieht u. a. außer dem 1. rechten Chylusdarmdivertikel und dem Hinterleibsganglion rechts den Übergang des mittleren in den hinteren Abschnitt der Coxaldrüse.

Fig. 93. Der Schnitt ist etwas weiter hinter dem der Textfig. 92 geführt; außer den Organen der genannten Figur, von denen das 1. Darmdivertikel weit mit dem Mittelrohr kommuniziert, sieht man das Herz (hz) und die Hinterleibslängsmuskeln (17 und 18); die Coxaldrüsen sind nur in ihrem hinteren Abschnitt getroffen (cdre).

Fig. 94. Schnitt durch den mittleren Teil des Genitalsegmentes; der Uterus internus (ut. int.), das Herz, das 1. Darmdivertikel und das Hinterende der Coxaldrüsen sind durchschnitten.

Fig. 95. Schnitt, der den vorderen Teil des Uterus externus getroffen hat; man sieht außerdem die Ovidukte (ovd) und einen Teil der accessorischen Drüsen (acc. drüs.) des Uterus und zwischen diesen jederseits ein Accumulat geronnenen Blutes (blt); von den in Textfig. 94 gezeichneten Organen sind der Uterus internus und die Coxaldrüsen nicht mehr durchschnitten.

Fig. 96. Schnitt, der durch das 3. Dorsoventralmuskelpaar geführt ist; das Hinterleibsganglion (opg) ist in seinem hintersten Ende durchschnitten und weist nur noch 3 Ganglienkerne auf, der Uterus externus zeigt die Ausführungsgänge der accessorischen Drüsen, diese selbst auf seiner Ober- und Unterseite, und in seinem Innern ein Spermatozoenconglomerat (spm) [cf. Taf. V, Fig. 69]; das 2. Chylusdarmdivertikel ist angeschnitten (opdv 2); sonst noch die Organe der Textfig. 95.

Fig. 97. Schnitt durch den hinteren Teil des Uterus externus; das Genitaloperculum ist auf der rechten Seite bereits frei und die äußere Geschlechtsöffnung seitlich zu sehen; außerdem erkennt man noch die accessorischen Drüsen und 4 ihrer Ausführungskanälchen, sowie die Eileiter.

Fig. 98. Schnitt durch das 1. Paar der Lungensackmuskeln (38, cf. Textfig. 21), der gleichzeitig den vordersten Teil des Ovariums (ov), 2 Eier (o) und die ventrale Wand des Chylusdarmes (opdw) zeigt; das Ovarium war bei dem der Figur zugrundeliegenden Präparat völlig paarig.

Fig. 99. Schnitt durch das 4. Dorsoventralmuskelpaar (dvm 4); zu sehen sind noch das Herz (hz), das 3. Chylusdarmdivertikel (opdv 3), das paarige Ovarium mit Eiern (ov) und ein Haufen geronnenen Blutes (blt), welcher dem Blutkörperchenaccumulat des 1. Lungensackpaares bei Koenenia wheeleri Rucker entspricht; diese Stelle wird durch eine Serie steifer, starker Borsten (ss) geschützt; ferner sieht man in der Figur deutlich, daß die Hinterleibslängsmuskeln dorsal (17) innerhalb, ventral (18) außerhalb der Dorsoventralmuskeln liegen (cf. Textfig. 21).

Fig. 100. Schnitt durch den hinteren Teil desselben Blutaccumulates (blt), der im übrigen der Textfig. 98 entspricht, doch war das Ovarium bei diesem Exemplar unpaar.

Fig. 101. Schnitt durch die Übergangsstelle von Mittel- und Enddarm; die Zellen dieser beiden Darmabschnitte sind deutlich von einander verschieden.

Zum besseren Verständnis dieser Schnittserie vergleiche man auch die Textfig. 17, 21, 31, 39—41, 58 und 68.

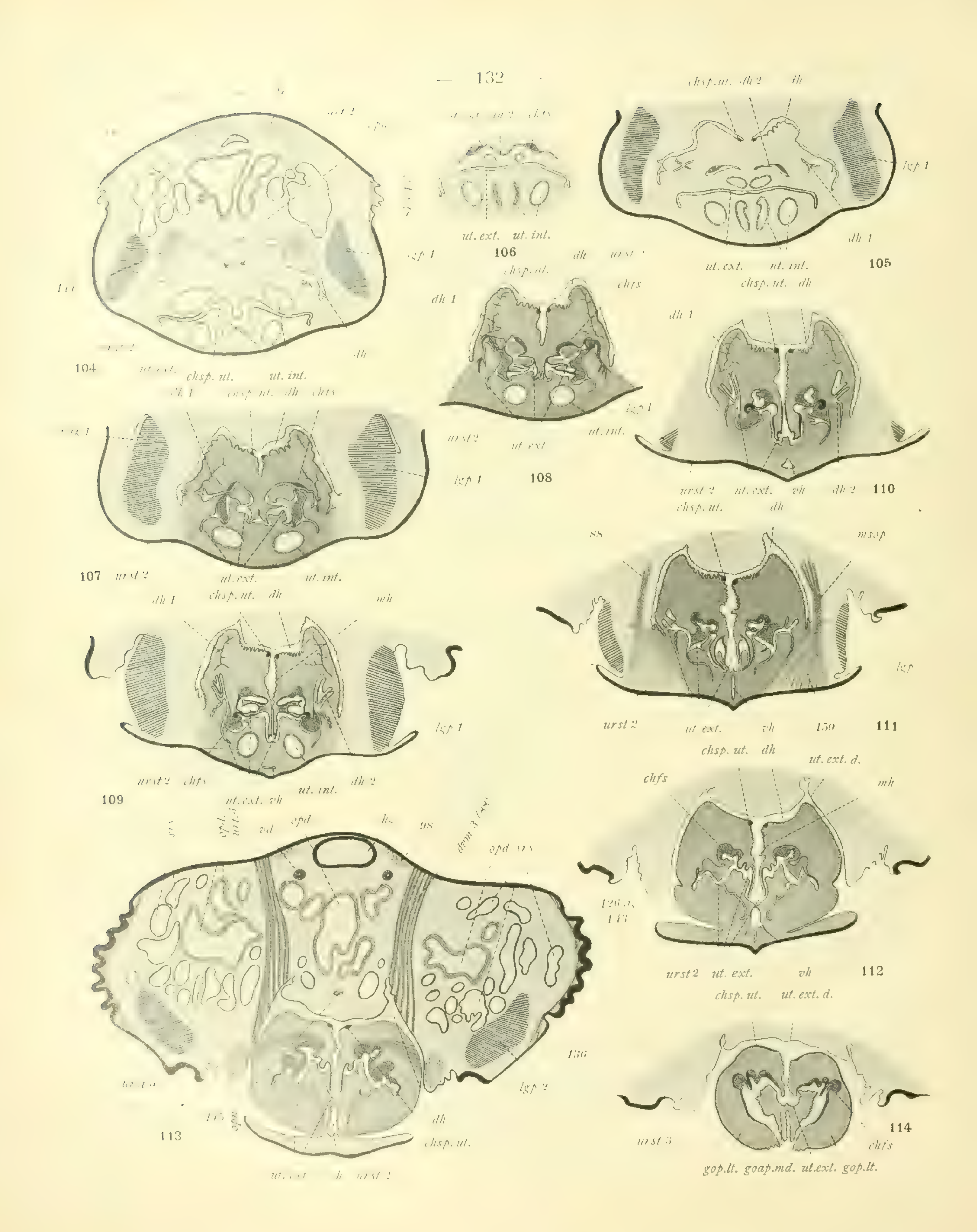

104
chsp. ut.
ut. int.
dh
lgp 1
106
ut. ext.
ut. int.
105
ut. ext.
ut. int.
dh 1
lgp 1
chsp. ut. dh
108
dh 1
dh
chfs
urst 2
ut. ext
ut. int.
lgp 1
110
urst 2
ut. ext.
vh
dh 2
chsp. ut.
dh
107
urst 2
ut. ext.
ut. int.
chsp. ut.
dh
chfs
111
urst 2
ut. ext.
vh
msop
lgp
chsp. ut.
dh
ut. ext. d.
chfs
mh
112
urst 2
ut. ext.
vh
chsp. ut.
ut. ext. d.
109
urst 2
chfs
ut. ext. vh
ut. int.
dh 2
dh 1
chsp. ut.
dh
mh
lgp 1
113
opd
vd
98
lgp 2
dh
chsp. ut.
136
114
urst 3
chfs
gop.lt. goap.md. ut.ext. gop.lt.

Fig. 102—114. Schnittserie durch die Ausführungsgänge des männlichen Genitalapparates von *Tarantula palmata* (Hbst.) ♂.

Fig. 102. Schnitt durch den vorderen Teil der Geschlechtsausführungsgänge; man sieht die noch nicht vereinigten Uteri interni (ut. int.) resp. die Ausführungsgänge der Samenreservoire (cf. Fig. 94, Taf. VI), die dorsale Abteilung des Uterus externus (dh) mit den Chitinspangen (chsp. ut.), sowie zwischen ihr und dem Uterus internus eine mit der unteren Höhlung des Uterus externus in Verbindung stehende Falte (dh 1).

Fig. 103. Ein ähnlicher Schnitt etwas hinter jenem gelegen; die Uteri interni sind einander schon genähert, ebenso die dorsalen Höhlungen des Uterus externus (dh); seitlich neben den Uteris internis sieht man die vordersten Zipfel des Uterus externus (ut. ext.), der nicht scharf von der inneren Geschlechtshöhle getrennt ist, wie es bei den Thelyphoniden ♂ der Fall ist.

Fig. 104. Schnitt durch den vorderen Teil des Genitalsegmentes; die Uteri interni sind in der Mitte vereinigt, jedoch sind Divertikel wieder abgeschnürt, der Uterus externus hat an Umfang zugenommen; die dorsalen Höhlungen des Uterus externus (= dhvz der Thelyphoniden) sind einander noch mehr genähert; außerdem sieht man die mittlere Nervenkette des Hinterleibes (opn), die Blätter des 1. Lungenpaares (lgp 1), das Herz (hz), Chylusdarm (opd) und seitlich von ihm die Samenreservoire (srs); die Hauptmuskeln sind gleichfalls eingezeichnet.

Fig. 105. Ein weiter hinten geführter Schnitt (entsprechend denen der Textfig. 102—103); der Uterus externus ist geschlossen, vom Uterus internus sind nur noch Divertikel zu sehen (cf. Schema Textfig. 70) und zwischen den beiden Abteilungen des Uterus externus (ut. ext. und dh) ist eine neue Falte angeschnitten (dh 2), deren obere Wandung mit einem Polster von eigenartig faserigem Chitin ausgestattet ist (chfs).

Fig. 106. Schnitt durch eine ein wenig weiter hinten gelegene Partie des Uterus und seiner nächsten Umgebung; die Höhlungen (dh 2) sind in der Mitte bereits vereinigt.

Fig. 107. Noch weiter hinten geführter Schnitt (entsprechend der Textfig. 105); die dorsale Höhlung des Uterus externus ist geschlossen (dh) und sendet bereits einen Ausläufer in der Mediane des Körpers nach unten; die untere Höhlung des Uterus externus (ut. ext.) ist in zahlreiche Falten gelegt und mit der in Textfig. 102 schon vorgefundenen Falte dh 1 verbunden; seitlich von den Lungenblättern sieht man die vorderen Zipfel der äußeren Luftkammer (alfk 1).

Fig. 108. Die mittlere Partie der Textfig. 107 noch weiter hinten; die Falten von ut. ext. haben sich gemehrt und erscheinen teilweise als selbständige Räume; dh 1 ist wieder vom ut. ext. abgetrennt.

Fig. 109. Abermals weiter hinten geführter Schnitt (entsprechend der Textfig. 107); die dorsale Abteilung des Uterus externus (dh) ist durch den mittleren senkrechten Gang (mh) mit der unteren Abteilung, die noch stark gefaltet ist (ut. ext.), verbunden; eine ventrale Höhlung des Uterus externus (vh) beginnt aufzutreten und ebenso sieht man noch die vordersten Enden der Divertikel des Uterus internus (ut. int.); die äußeren Luftkammern der Lungen communizieren mit den Pneumostomen.

Fig. 110. Mittlere Partie der Textfig. 109 ein wenig weiter hinten; von den Lungen (lgp 1) sind nur ein paar Blätter gezeichnet, im übrigen ein ziemlich ähnliches Bild, doch sind die Falten des Uterus externus etwas vereinfacht und die Höhlung (vh) hat an Umfang zugenommen.

Fig. 111. Schnitt am Vorderrande der ventralen Jnsertionsfläche des 3. Dorsoventralmuskelpaares geführt; die Falten des Uterus sind wieder verwickelter geworden (ut. ext.), die Lungenblätter sind nur noch ganz schmal (lgp 1) und zwischen ihnen und dem Uterus externus sind die Muskeln 150 und 88 gelegen, verbunden durch ein entosternales Band (msop).

Fig. 112. Der Schnitt liegt abermals ein Stück weiter hinten; die dorsale Abteilung des Uterus externus (dh) öffnet sich seitlich nach außen, und die „Penisfalten" samt der unteren Höhlung des Uterus (ut. ext.), die noch mit dem Genitaloperculum (urst. 2) verbunden sind, liegen frei unter der Rückenwand des Uterus (ut. ext. d.); die ventrale Höhlung (vh) nähert sich gleichfalls der äußeren Genitalöffnung.

Fig. 113. Schnitt durch das Genitalsegment in der Breite der 3. Dorsoventralmuskel (dvm 3 [88]); die Höhlung vh ist nun auch nach außen geöffnet und der „Penis" liegt ganz frei zwischen dem Hinterende des Genitaloperculums (urst. 2) und der Rückenwand des Uterus externus (über dh); die Falten des ut. ext. sind wesentlich vereinfacht (einige Muskelfasern, die sie in grosser Zahl durchziehen, sind eingezeichnet), und ihre Höhlung communiziert durch den mittleren Gang mit dh und somit mit der Außenwelt; im übrigen Teil der Figur sieht man die mittlere Nervenkette opn), das Herz (hz), den Chylusdarm (opd), die zahlreichen Divertikel der Samenreservoire (srs), die Samenleiter (oben neben dem Herzen, vd), die beiden genannten Dorsoventralmuskeln (88), die Blätter des 2. Lungenpaares (lgp 2) und einige andere Muskelbündel.

Fig. 114. Schnitt durch den hintersten freien Teil der Gonopoden (Penisfalten), über denen die Rückenwand des Uterus externus (ut. ext. d.) liegt; die (seitlichen) Gonopoden (gop. lt.) und die mittlere (goap. md.) Gonapophyse sind unverbunden und die dorsalen Chitinspangen (chsp. ut.) haben sich verflacht (cf. Fig. 95a u. b, Taf. VII).

In allen Textfig. (102—114) ist das Innere des Körpers grau gehalten, in etwas dunklerem Tone nur in den Textfig. 107—114 die Umgebung des Uterus externus, um dessen Falten deutlicher hervortreten zu lassen; weiß sind alle Hohlräume der Geschlechtswege und des Chylusdarmes (durch die autotype Reproduktion allerdings von ganz hellem Tone überdeckt), nicht dagegen des Herzens belassen; die Wandung des Uterus internus ist grau, des Uterus externus und der Samenreservoire schwarz gezeichnet.

großen Arten der übrigen Gattungen *(Phrynichus, Damon, Tarantula)*. In ihrem vorderen Teile sind sie bisweilen nicht von Chylusläppchen des Mitteldarmes bedeckt, und präpariert man ein Tier vom Rücken auf, so fallen sie alsbald auf.

Als Uterus internus möchte ich den vordersten (innersten), nicht chitinisierten Abschnitt der Genitalhöhle auffassen, der seiner ganzen Breite nach mit dem chitinisierten Uterus externus kommuniziert (ut. int, Textfig. 102—109). Im Vergleich mit dem der *Thelyphoniden* ist er verschwindend klein und vermutlich durch die mächtige Entwicklung des Uterus externus und seiner Anhänge in seiner Größe reduziert worden.

Letzterer ist insofern gegenüber dem der *Thelyphoniden* einfacher gebaut, als an ihm keine Samenblasen gefunden werden. Er öffnet sich nach außen in derselben Weise wie der entsprechende Abschnitt der weiblichen Geschlechtsorgane, und wie bei diesen, so sind auch hier die Lungenstigmen vollständig vom Uterus externus getrennt, sodaß sich in dieser Beziehung die männlichen *Tarantuliden* von den männlichen *Thelyphoniden* abweichend verhalten.

Die eigentliche Höhlung des äußeren Geschlechtshofes zerfällt, deutlicher als bei den *Thelyphoniden*, in zwei Haupträume, einen oberen und einen unteren, die natürlich an gewissen Stellen ineinander übergehen. Seine Rückendecke ist, im Gegensatz zu den *Thelyphoniden*, stets weichhäutig und bildet einen nach hinten bis ins dritte oder vierte Leibessegment reichenden Sack, der zur Aufnahme der Gonopoden (= Penis) während der Ruhe dient, um weiter nach vorn, zwischen den beiden vorderen Lungen und dem an deren Innenseite liegenden Apodem des 3. Dorsoventralmuskels hindurch, sich dorsal von ihnen bis in die vordere Hälfte des Genitalsegmentes auszudehnen.

Halten wir diese Stelle als den vorderen Endrand des Uterus externus fest, so ist es nicht mehr schwer, den sogenannten „Penis" als einen hinten frei vorragenden, mehrspitzigen Anhang seiner vorderen (unteren) Wand zu erkennen, der folglich vorn den Rest des Uterus internus (und gewissermaßen auch die beiden Öffnungen der Samenreservoire und Samenleiter) umfaßt und letztere infolge seiner großen Dicke oben weit überragt (Taf. VI, Fig. 92, Taf. VII, Fig. 95).

Schneidet man des besseren Verständnisses halber nach der nötigen Vorpräparation den Uterus externus in der Weise auf, daß man seine Rückendecke von einer der Seiten her zurückklappen kann (vergl. die Fig. 92 Taf. VI und 95 Taf. VII), so erkennt man — zumal bei Tieren, welche kurz nach einer Häutung getötet wurden, ehe ihr Chitinskelett eine merkliche Stärke erlangte —, speziell bei *Tarantula fuscimana*, drei nach hinten frei vorragende Falten, die an ihrer Spitze noch in kleinere Lappen zerfallen, wie die seitlichen (go[a]p. lt), oder nur einspringend ausgerandet sind, wie der mittlere untere (vordere; goap. md., Taf. VI, VII, Fig. 92, 95). Die beiden seitlichen Falten gehen seitlich (natürlich vor ihrem freien Ende) in die ventrolaterale Wand, vorn in die eingebuchtete dorsale Wand des Uterus externus über; in ihrer basalen Hälfte sind sie mit einander verwachsen, in der distalen gegenseitig unabhängig, sodaß man von oben her zwischen ihnen hindurch nach unten steigend in die innere, untere Höhlung des äußeren Geschlechtshofes gelangen kann, vor welcher der Uterus internus und die Öffnungen der Samenreservoire etc. gelegen sind.

Die untere (vordere) Wand des Uterus externus geht hinten nicht unmittelbar in den Umschlag des Genitaloperculums über, wird von diesem vielmehr durch eine dritte zungen-

förmige Falte getrennt, die an ihrer Wurzel mit den beiden seitlichen zusammenhängt (goap. md.) und von der wir erst schon sprachen.

Fertigt man Querschnitte durch den vorderen, mittleren und hinteren Teil des Uterus masculinus an, so wird man dementsprechend vorn nach Passierung des Uterus internus je einen geschlossenen oberen und unteren Abteilungsraum des äußeren Geschlechtshofes antreffen (cf. Textfig. 102—108, dh, ut. ext.), in oder etwas hinter der Mitte wieder den unteren, der aber durch eine mittlere Spalte mit dem oberen verbunden ist, und vielleicht auch schon einen noch mehr ventral gelegenen, selbständigen kleinen Raum (cf. Textfig. 109—111, dh, vh, mh, ut. ext.); hinten endlich ist die Höhlung des Uterus externus einheitlich geschlossen, oder bereits an den Seiten nach außen geöffnet, und in ihrem Lumen liegen die freien Enden des „Penis" entweder noch miteinander verbunden und nur oben getrennt, oder alle drei selbständig (cf. die Textfig. 112—114, dh, mh, vh, ut. ext.).

Soweit interessieren uns die wesentlichen Bauverhältnisse der Anhänge des Uterus externus. Von einer primären „Gliederung" der lateralen Geschlechtsanhänge, die Bernard (4) bei *Phrynus sp.* beobachtet haben will, sind in Wirklichkeit keine Spuren nachzuweisen.

Schneiden wir jetzt die oben zusammenhängenden lateralen Falten in der Mitte auseinander und breiten sie dann aus, so sehen wir in das Innere der unteren Kammer des Uterus externus und bemerken, wie seine Wände mit zahlreichen, schwer zu entwirrenden Fältchen besetzt sind, die sekundäre Nebenkammern bilden, und, namentlich auf Querschnitten durch das unverletzte Organ, eine Orientierung und ein Verständnis seines wirklichen Baues überaus erschweren.

Ich halte es nicht für angemessen, hier eine nähere Beschreibung dieser sekundären Falten, ihrer bisweilen eigenartigen Chitinisierung zu geben, zumal diese bei den einzelnen Vertretern der *Amblypygen* sehr wechselt und daher besser zum Gegenstand einer speziellen Arbeit gemacht würde, die auszuführen es mir leider augenblicklich an Zeit gebricht. Variabel ist auch die Länge des freien hinteren Teiles der „Penisanhänge", der bei manchen Formen (z. B. *Charinus seychellarum* Krpln. Taf. VI, Fig. 94) nur sehr kurz ist, und der Penis den größeren Teil seiner Länge „röhrenförmig geschlossen" erscheint; ebenso schwankt die Länge des unpaaren unteren (vorderen) Lappens, die Zahl der sekundären Spitzen der lateralen Anhänge u. s. w.

Besonders aufmerksam sei aber noch auf ein Spangenpaar gemacht, welches auf der Rücken-(Hinter-)seite der lateralen Anhänge, ziemlich nahe der Mittellinie des Körpers, angetroffen wird und eine Wandversteifung derselben darstellt (chsp. ut., Taf. VI, Fig. 90, 92, Taf. VII, Fig. 95 a). Gestalt und Länge der Spangen ist bei den einzelnen Gattungen und Arten manchen Verschiedenheiten unterworfen. Ihre Bedeutung ist durch einen Vergleich mit den oben beschriebenen Spangen der Lappenbildungen des Uterus externus der *Thelyphoniden* nicht mehr schwer zu erkennen, und meiner Ansicht nach, ist ihre Homologie mit den beiden seitlichen dorsalen Spangen, die wir über den Öffnungen der seitlichen Vesiculae seminales bei den *Thelyphoniden* fanden (chsp. ut., Taf. VI, Fig. 74—77, 81), ganz zweifellos; zum Unterschiede von diesen sind sie aber gegenseitig nie durch eine mediane Chitinplatte verbunden und versteift.

Erwähnt sei noch, daß die Anhänge des Uterus externus in ihrem Innern stark muskulös sind und ein großer Teil dieser Muskelfasern eben an jenen Spangen angeheftet ist;

durch diese Muskeln können sie bei der Begattung jedenfalls ziemlich beträchtlich ausgestülpt werden und verdienen daher mit Recht die schon von Blanchard eingeführte Bezeichnung eines „Penis".

Die ventralen Segmentalmuskeln sind in bekannter Weise auch bei den männlichen *Tarantuliden* über den Uteris gelegen und gehen z. T. von der Basis des 3. Dorsoventralmuskels (No 144), z. T. von der Rückendecke des Uterus externus an das Sternit des praegenitalen Segmentes, um mit einem Teil ihrer Fasern noch weiter ins Prosoma zu verlaufen (vgl. Kapitel VI, C und Taf. III, Fig. 14, Taf. VI, Fig. 89, 90). Andere, kürzere Muskelfasern (No. 147) heften sich an dem Hinterende des hinteren Blindsackes des Uterus externus Taf. VI, Fig. 89), vom Vorderrande des 4. Hinterleibssternits ausgehend, an.

Bernard's (4) „Spinndrüsen" sind natürlich nirgends zu finden, und ebenso entbehrt seine eigenartige Vermutung, daß der „Penis" nicht zur Geschlechtsbestimmung der *Amblypygen* geeignet sei, sondern bald dem ♂, bald dem ♀ zukomme, jeglicher realen Beobachtung.

Der Bau der männlichen Geschlechtsorgane der **Palpigraden** ist bisher nur von der texanischen *Koenenia wheeleri* Rucker durch Miss A. Rucker (57) bekannt geworden. Trotz der großen Individuenzahl, welche bis heute von *K. mirabilis* Grassi gesammelt worden sind (über 800 Exemplare), ist es noch nicht gelungen, von dieser Spezies ein männliches Tier zu erbeuten.

Leider ist nun die Beschreibung, welche Miss Rucker diesem Thema gewidmet hat, nicht klar und sicher genug, um unzweifelhafte Schlüsse auf die Organisation der männlichen Genitalien der *Palpigraden* zuzulassen, und die folgenden, derselben entlehnten Angaben bedürfen jedenfalls einer genauen Nachprüfung.

Die Hoden sind paarig, entsprechen in ihrer Lage ganz denen der *Thelyphoniden*, indem sie ventral vom Darmkanal, zwischen den großen opisthosomalen Dorsoventralmuskeln und über dem Nervensystem gelegen sind, und dehnen sich nach hinten bis ins 7., nach vorn bis ins 3. Hinterleibssegment aus; merkwürdiger Weise sollen sie einige Male eingeschnürt sein, was ich bei *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* nie beobachtet habe.

Die Samenleiter werden als lange, in große Windungen gelegte Schläuche beschrieben und abgebildet, die zunächst aufsteigen, dann horizontal gelagert sind, um dann wieder nach der Ventralseite zu verlaufen und zu einer kleinen „Samenblase" anzuschwellen. Die Angabe dieser Verhältnisse ist aber zu unbestimmt, als daß ich sie ohne Weiteres acceptieren könnte. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß Miss Rucker ähnlich — wie im weiblichen Geschlecht als Eileiter — hier als Samenleiter den hintersten Abschnitt der Coxaldrüse angesehen hat, daß ihr die echten Vasa deferentia dagegen entgangen sind. Die von ihr beschriebenen „Samenblasen" sind wohl, wenn sie vorhanden sind, Samenreservoire, da sie dem inneren, nicht chitinisierten Abschnitt des Geschlechtsapparates angehören. Vermutlich münden sie dann in einen kleinen Uterus internus, von dem Miss Rucker nicht spricht, und dieser dann erst in den Uterus externus, der mit mehreren kleinen Anhängen ausgestattet ist, die wohl, wie bei den anderen Pedipalpen, als Gonopodenreste anzusehen sind. Eine gute Beschreibung derselben verdanken wir Hansen (30) – man versäume jedoch nicht, die wertvolle neuere Arbeit der amerikanischen Forscherin (58) zu vergleichen –, welcher von ihnen sagt: „The lobe from the second segment (der hintere, zumal freie Teil des Genitaloperculums) is proximally much thicker in the male than in the female; the distal part of

the lobe is formed almost similarly in both sexes, but with fewer and much longer hairs; the front wall of the lobe presents as usual no protuberances in the female, but in the male we find in front of and above the distal part of the lobe five pairs of slender subcylindrical processes and two pairs of big, distally roundes processes, each of all seven pairs terminating in a stiff seta; and all these fourteen processes form allmost a bundle wich on the sides and especially in front surrounds the distal part of the lobe". Diese Paare von Anhängen entsprechen in ihrer Gesamtheit jedenfalls dem lateralen Anhangspaar der anderen Pedipalpen, falls dies nicht etwa nur für das eine innere und als besonders kräftig dargestellte Paar gilt, und die anderen äußeren den gelappten hinteren Rand des Genitaloperculums darstellen, eine Frage, die ich nach den bis jetzt vorliegenden Mitteilungen noch nicht zur Genüge habe beantworten können. Trifft das letztere zu, so befinden sich die männlichen *Koenenia wheeleri* in diesem Punkte in einem bemerkenswerten Gegensatz zu den anderen männlichen Pedipalpen.

Am postgenitalen Segment finden wir dann noch das uns schon von den Weibchen her bekannte zweite Anhangspaar, dessen Gestalt nur unerheblich von der jener abweicht.

Auffällig ist schließlich nur noch die Angabe von accessorischen Drüsen des Uterus externus auch bei den Männchen, leider ist die Darstellung derselben aber nicht ausreichend, um einen Schluß auf ihren vergleichend-morphologischen Wert zu gestatten.

In einem solchen kritischen Sinne habe ich es denn gewagt, das Schema in Textfig. 71 zu entwerfen, dessen Richtigkeit aber erst noch einer Bestätigung auf Grund neuer Nachuntersuchungen bedarf. Entspricht es den Tatsachen, so ist die Übereinstimmung zwischen *Palpigraden* und *„Pedipalpen"* auch im Bau der männlichen Geschlechtsorgane in den wesentlichen Punkten vorhanden, und nur das eventuelle Vorhandensein accessorischer Drüsen ist ein nennenswerter Unterschied, dem aber keine weittragende Bedeutung zukommt.

Über den **histologischen Bau** der männlichen Geschlechtsorgane seien nur wenige Angaben gemacht.

Die Hoden sind bei *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* einfach röhrenförmig, und die Lager der verschiedenen Teilungsstadien der Geschlechtszellen dementsprechend conzentrisch angeordnet (cf. Textfig. 64 d). Von den Hoden der *Koenenia wheeleri* gibt Miss Rucker an: „in the posterior ends of the testes are numerous cells which are undoubtedly sperm mothercells, while the anterior portion appears to be crowded with small dotted packets". Es ist ja zwar möglich, daß die verschiedenen Keimzellenlager im Hoden von *Koenenia* in longitudinaler Richtung hinter einander gelegen sind, wie es aus der zitierten Bemerkung Ruckers hervorzugehen scheint, doch möchte ich diesen Punkt einer erneuten Prüfung empfehlen. Eine Muscularis-Schicht habe ich nie in der Wandung eines Pedipalpen-Hodens angetroffen, und wenn Miss Rucker sie für *Koenenia wheeleri* angibt, so halte ich diese Beobachtung vorläufig ebenso wie jene vom Vorhandensein einer Muscularis des Ovarialschlauches (cf. pg. 116) nicht für richtig.

Die Vasa deferentia, denen, wie auch den folgenden Genitalabschnitten, eine Muscularis-Schicht zukommt, werden von kubischen bis zylindrischen Zellen gebildet, die sich bei den *Thelyphoniden* intensiv, bei den *Tarantuliden* anscheinend schwächer färben.

Die Wände der Samenreservoire sind bei den *Tarantuliden* ziemlich dünn, bei den *Thelyphoniden* aber von ganz besonderer Dicke und nur an einigen streifenförmigen Stellen

dünn, an denen dann der meist bräunliche Inhalt der Reservoire durchscheint. Dementsprechend sind natürlich ihre Zellen bald niedrig kubisch, bald sehr hoch zylindrisch und ihre leicht färbbaren Kerne dann in mehreren Schichten angeordnet (cf. Taf. VII, Fig. 98, srsw).

Die Dorsalschläuche der *Thelyphoniden* bestehen in der Jugend aus einem einfachen Epithel, das aber bei erwachsenen Tieren infolge fortgesetzter Zellteilungen mehrschichtig wird, während ihr Lumen sehr eingeengt wird. Von diesen Zellteilungen hat früher schon Tarnani (65) berichtet und angegeben, daß ihre Teilungsprodukte im Uterus internus und den Samenreservoiren wieder gefunden werden. Leider war der Konservierungszustand meiner Untersuchungsobjekte für ein feineres Studium der Zell- und Kernteilungen, die in den Dorsalschläuchen vor sich gehen, nicht geeignet; ich kann aber mitteilen, daß die Zellen derselben sich zunächst auf mitotischem Wege in 2 und 4 Tochterzellen zerlegen, daß jede derselben sich dann weiter auf mir unbekannte Weise teilt, bis wir den Raum der ursprünglichen Mutterzellen von einer großen Zahl (über 30) kleiner, körnchenartiger Gebilde eingenommen sehen, in deren Mitte je ein winziger Chromatinrest nachzuweisen ist. Diese gelangen dann in das Lumen der Schläuche und werden gleichzeitig mit einem flüssigen, strukturlosen Sekret weiter nach ihrem Bestimmungsorte befördert. Letztgenanntes Sekret, das eine hell oder dunkler braune Färbung besitzt, ist bei in Alkohol konservierten Tieren zu zwei bis mehreren zähen Massen im Samenreservoir und dem Uterus externus erstarrt, die Laurie (41) als „entoskeletale Bildungen" des männlichen Geschlechtsapparates beschrieben hat! Außer ihnen findet sich eine große Menge jenes Sekretes an den gleichen Stellen in grobkörnigem Zustande (cf. Taf. VII, Fig. 99), in verschiedener Weise mit den Zerfallprodukten der Zellen der Dorsalschläuche gemengt und an der einen oder anderen Stelle große Mengen von reifen Spermatozoen enthaltend. Es liegt daher die Vermutung nahe, es möchte das bewußte Sekret zur Bildung von Spermatophoren verwendet werden. Dies scheint mir aber deshalb sehr unwahrscheinlich zu sein, weil es seine harte Konsistenz offenbar erst im Alkohol angenommen hat und folglich genau der Gestalt des Organes angepaßt ist, in dem es sich gerade befindet. Wir haben es hierbei wohl eher mit einer Samenflüssigkeit zu tun, wie sie ähnlich aus Sekreten und Zellzerfallprodukten zusammengesetzt bei den Säugetieren beobachtet wird. Ihre Reste fanden sich denn auch ganz unzweifelhaft in den Receptaculis seminis befruchteter weiblicher *Thelyphoniden* (Taf. VII, Fig. 98) samt den Spermatozoen.

Diese zeigen bei *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* einen korkzieherartig gedrehten Kopf (Taf. VII, Fig. 99), von dessen Schwanzende ich leider nichts zu sagen weiß, da sie nicht hinreichend gut erhalten waren. Bei *Trithyreus cambridgei* haben die Spermatozoen den gleichen gedrehten Kopf. Die Samenfäden von *Koenenia wheeleri* sollen nach Miss Rucker unbeweglich und „imbedded in gelatinous spermatophores" sein und folglich sich nicht recht mit Kernfarben färben lassen. Ob die amerikanische Forscherin aber wirklich Spermatophoren, resp. Spermatozoen, und nicht vielmehr körnige Bestandteile einer Samenflüssigkeit vor sich gehabt hat, möchte ich vorläufig dahingestellt sein lassen. Die von mir im Uterus externus von *Koenenia mirabilis* aufgefundenen und weiter oben beschriebenen Massen scheinen mir eher auf das Vorhandensein von Samenfäden mit gedrehten Köpfen auch bei *Koenenia* hinzudeuten.

Der Uterus internus entspricht in seinem Bau vollständig dem der weiblichen Geschlechtsorgane. Der Uterus externus und seine Anhangsorgane sind wie bei den Weibchen,

chitinisiert, dies Chitin ist aber an manchen Stellen ganz besonders weich und nachgiebig und wieder an anderen zwar fester, jedoch mehr lederartig, dick und von eigentümlich faseriger Struktur (cf. z. B. Taf. VII, Fig. 102, chfs); natürlich fehlt es im Uterus externus auch nicht an normalem, starrem Chitin, in dem allein ich die gewöhnlichen Porenkanäle auffand, während diese an anderen Stellen nicht vorzukommen scheinen. Eine nähere Beschreibung der feineren Bauverhältnisse der verschiedenen Differenzierungen des Integumentes des männlichen Uterus externus muß leider zukünftigen Studien überlassen bleiben, aber nicht möchte ich unterlassen, zu diesem Zwecke namentlich die *Tarantuliden* zu empfehlen. Die Zellschicht des äußeren Geschlechtshofes ist eine normale Hypodermis und verhältlich niedrig. Nur die Samenblasen der *Thelyphoniden* zeigen ein hohes Zylinderepithel, dessen Zellkerne meist der inneren Wandungsfläche genähert sind (Taf. VII, Fig. 98, 101.

3. Zusammenfassung.

Aus den vorstehenden Abschnitten ergibt sich, daß die Geschlechtsorgane der Pedipalpen stets bestehen, im weiblichen aus einem paarigen oder unpaaren Ovarium, den stets paarigen Ovidukten, dem stets unpaaren Uterus internus und externus (der meist als Vagina bezeichnet wird), welch letzterer mit Receptaculis seminis versehen sein kann; im männlichen Geschlecht aus den stets paarigen unverzweigten Hoden (man vergleiche allerdings die beschriebene Abnormität von *Damon variegatus*), den gleichfalls paarigen einfachen Samenleitern, deren endwärtiger Teil zu einem mehr oder weniger komplizierten, verzweigten oder mit Anhangsschläuchen versehenen Samenreservoir differenziert ist, dem stets unpaaren Uterus internus und externus, von dem Samenblasen ausgehen können. Der Uterus externus ist allein und zwar in seiner ganzen Ausdehnung chitinisiert. Er ist im weiblichen Geschlecht mit accessorischen Drüsen ausgestattet, die entweder durch zahlreiche und über einen großen Teil seiner Oberfläche zerstreute *(Uro-* und *Amblypygi)* oder durch wenige, in zwei gesonderten Komplexen an den Außenecken des äußeren Geschlechtshofes gruppierte *(Palpigradi)* umgewandelte Porenkanäle nach außen münden; derartige Drüsen werden von Miss Rucker auch für die männlichen *Koenenien* beschrieben, kommen aber bei den männlichen *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* anscheinend nicht vor. Ferner ist der Uterus externus gewöhnlich durch Anhänge ausgezeichnet, von denen ein Paar besonders bemerkenswert ist, welches ursprünglich (bei den Weibchen der *Palpigraden, Schizonotiden* und *Amblypygen*) von seiner ventralen Wand ausgeht, die man, wenigstens in ihrem hinteren Teile, gewissermaßen als Innenseite des Genitaloperculums auffassen könnte.

Dies Anhangspaar, welches z. B. bei gewissen *Tarantuliden* selbständig beweglich ist, entspricht jedenfalls den kurzen „Endopoditen" der Blattfüße und speziell auch des Genitaloperculums der *Limuliden* (und *Eurypteriden*), welche die *Telopodite* der ursprünglichen normalen Extremitäten des Genitalsegmentes darstellen. Ihre Lage erklärt sich in beiden Fällen bei Berücksichtigung der Umwandlungen, welche die einzelnen Komponenten des Genitalsegmentes der *Merostomata* bei den *Arachniden* und speziell den *Pedipalpen* erfahren haben, als identisch. Wir sind folglich im Hinblick auf die Tatsache, daß die einstigen Hüftglieder (Coxen) der Extremitäten des Genitalsegmentes mit in die Bildung des „Genitaloperculum" aufgegangen sind oder dieses gar ganz darstellen, berechtigt, die äußeren Geschlechts-

anhänge der **Pedipalpen** (und natürlich auch die anderer **Arachniden**), soweit sie paarig auftreten, in der gleichen Weise wie bei den Ateloceraten, als Telopodit-Reste des Genitalsegmentes anzusprechen. Bei den männlichen *Thelyphoniden*, *Palpigraden* und *Tarantuliden* sind sie auch entwickelt, aber nicht mehr von ursprünglichem Bau, und können bei ihnen, speziell den *Tarantuliden*, auch echte Faltenbildungen, Gonapophysen, zu den Gonopoden hinzutreten, die unpaar sind. Eine primäre Gliederung ist an den Gono-Telopoditen, trotz Bernard's Schema des *Tarantuliden*-Penis, nicht mehr nachweisbar.

Die Tatsache, daß die „Genitalanhänge" erst verhältlich spät in der Ontogenie auftreten, spricht keineswegs gegen ihre „Extremitätennatur." Bei allen Diskussionen über diese Frage, die namentlich bei den *opisthogoneaten Antennaten* lange Zeit erbittert gepflogen sind, hat man meist in embryonalen Extremitätenanlagen der sonst „beinlosen" Körperabschnitte (Abdomen der *Hexapoden*, Opisthosoma der *Arachniden* etc.) mit den ganzen Extremitäten der betreffenden Körpersegmente identifiziert. Diese Betrachtungsweise ist aber ganz ungerechtfertigt. Die embryonalen Extremitätenanlagen, die nicht bestimmt sind, sich zu allgemein anerkannten Extremitäten auszubilden, repräsentieren nur die Anlagen der Coxen oder allenfalls der Basipodite (Coxa + Subcoxa) der betreffenden Extremitäten. In dieser Anlage ist die des zugehörigen Telopodits mit enthalten, welche aber oft erst viel später (ontogenetisch) zur Selbständigkeit gelangt. Wie die Cerci z. B. bei vielen *Dipteren*, *Hymenopteren* u. a. erst in der Imago zur Ausbildung kommen, so erscheinen die Telopodite der verschiedenartigen Gonopoden meist erst zu Beginn der Geschlechtsreife der fraglichen Tiere. Eine eigentliche Rückbildung der in Rede stehenden embryonalen Extremitätenanlagen findet nicht statt, wie schon andere Forscher bei *Hexapoden* dargetan haben. Die betreffenden Coxen oder Basipodite erleiden nur eine Umwandlung, sie nehmen teil an der Bildung der sogenannten Urosternite, an denen vielfach ehemalige „Coxalorgane" gefunden werden. (Man vergleiche *Chilopoden*, *Machilis* und andere niedere *Hexapoden*). So auch an den opisthosomalen Segmenten der *Arachniden*. Damit stimmt ganz die Bildung der Lungen an der Hinterseite der embryonalen Extremitätenstummel überein, wie sie beim *Scorpion* (A. Brauer, 17) beobachtet worden ist; wie bei *Limulus* zeitlebens, so liegen die Lungen beim *Scorpion* wenigstens noch auf einer gewissen ontogenetischen Stufe nachweislich auf der Hinterseite der Coxen der mesosomalen Extremitäten. Betrachtet man, dies im Auge behaltend, den Bau der Urosternite des 2. und 3. Hinterleibssegmentes bei den großen *Pedipalpen* in der richtigen Weise, so erscheinen plötzlich diese Urosternite als die abgeflachten, mit den Mediosternen verschmolzenen Coxen, hinter denen (im Innern) die Lungen liegen (wie bei *Limulus*). Im 2. Segment sind dann auf der Hinterseite der hier anscheinend verschmolzenen beiderseitigen Hüftglieder, zwischen den Lungen, die zugehörigen Telopoditreste (Gonopoden) gelegen. Es erweisen sich somit in den letztgenannten Charakteren die *Pedipalpen*, speziell die *Uropygen* und *Amblypygen*, als die ursprünglichsten Arachniden.

Es erübrigt noch anzuführen, daß die Geschlechtsorgane der Pedipalpen sich in ihrem Bau am engsten an die gewisser *Araneen* anschließen.

Schlußbetrachtungen.

Die systematisch-phylogenetische Verwandtschaft der verschiedenen Vertreter der Pedipalpen und ihre Beziehungen zu den übrigen Arachniden.

Daß in dem vorangegangenen speziellen Abschnitt dieser Abhandlung *Koenenia* als ein Vertreter der Ordnung der **Pedipalpen** aufgefaßt und dementsprechend behandelt worden ist, wird gewiß auf Grund der vielen zwischen den *Palpigraden* und den anderen *Pedipalpen* herrschenden Übereinstimmungen in der Organisation ihres Körpers als zweckmäßig einleuchten. Da aber die Frage nach der Selbständigkeit der *Palpigraden* den anderen Arachnidenordnungen gegenüber mehrmals, zumal durch Grassi (26), Hansen und Sörensen (29), behandelt worden und zu deren Gunsten entschieden ist, ferner auch in allerneuester Zeit Pocock (53) sich der Auffassung dieser Forscher angeschlossen zu haben scheint, so halte ich es für angemessen, mich etwas eingehender über dies Thema auszulassen, als es vielleicht nötig erscheinen könnte.

Die hervorragendsten Charaktere, welche die *Palpigraden* zu einer eigenen Ordnung stempeln sollen, sehen Hansen und Sörensen in der Bildung des Mundes, der Cheliceren (1. Extremitätenpaar), der übrigen Extremitäten und der Anzahl der Hinterleibssegmente. Im Folgenden ist es nun meine Aufgabe zu zeigen, daß der Wert dieser Merkmale keineswegs ein so großer zu sein braucht, wie die berühmten dänischen Forscher es angenommen haben.

Was zunächst den **Bau des Mundes** anbetrifft, so müssen wir allerdings gestehen, daß darin die *Palpigraden* eine merkwürdige Sonderstellung unter fast allen Arachniden einnehmen, und diese Tatsache scheint man bisher auch als Hauptmoment zur Abtrennung der fraglichen Gruppe ins Feld geführt zu haben. Es ist aber von Bedeutung, daß wir eine zweite Arachnidenordnung kennen, die in der Bildung des Mundes im wesentlichen mit den **Palpigraden** übereinstimmt: die **Solifugen**. Bei beiden konstatieren wir die völlige Unabhängigkeit der Mundöffnung von den Extremitäten, speziell den Coxen des zweiten Paares, und das Vorhandensein eines Prosternums als Labium. Dadurch erlangt *Koenenia* zwar ein theoretisch wertvolles Interesse für uns, indem wir in ihr ein „echtes Arthropod ohne eigentliche Mundbeine" besitzen, aber der phylogenetische Wert dieser Eigenschaft ist deshalb ein zweifelhafter, weil wir *Koenenia* sicher von Arachniden ableiten müssen, die noch ein Gnathopodenpaar (2. Extremität) besaßen. Denn daß sie primitiver und folglich älter sei als die *Merostomata* und *Scorpione* z. B. wird heute doch wohl kein Forscher mehr ernsthaft glauben können.

Wieder sind es die ***Solifugen,*** die uns die letztgemachte Annahme sehr wahrscheinlich machen, da wir bei ihnen trotz der oben erwähnten Selbständigkeit der Mundöffnung, des Vorhandenseins eines sogen. „Rostrums", einen ganz unzweifelhaften Gnathocoxit (Kaufortsatz) an der 2. Extremität vorfinden, der doch gerade bei den anderen Arachniden, allein oder gleichzeitig mit noch einem oder zwei folgenden Paaren *(Opiliones, Scorpiones)*, wenn zwar in mannigfacher Variation, so doch stets tätig und in unmittelbare Beziehung zur Bildung des Mundes getreten ist. Die Kaufortsätze der *Solifugen* lassen keine eigentliche Kaufläche mehr erkennen, die sie ehedem wohl sicher besessen haben, und denken wir uns nun die Rückbildung der bereits mehr oder weniger zwecklos gewordenen Coxopodite weiter fortgeschritten, so kommen wir schließlich zur normalen Hüfte zurück, wie sie *Koenenia* trägt.

Diese Betrachtung hat das Zurücktreten des Wertes des in der Mundbildung zwischen *Pedipalpen* und *Palpigraden* obwaltenden Unterschiedes notwendig im Gefolge, und noch mehr wird dies der Fall sein, wenn wir bedenken, daß gerade in diesem Merkmal selbst die beiden Hauptgruppen der Pedipalpen, die *Uro-* und *Amblypygi,* sehr von einander abweichen, ohne daß wir deshalb berechtigt wären, auch diese Abteilungen als eigene Ordnungen aufzufassen. —

Weit wichtiger ist der **Bau der Cheliceren**, der bei den *Palpigraden* den ursprünglichen *Cheliceraten*-Typus zeigt, bei den *Pedipalpen* dagegen dem der *Araneen* nahe steht. Auf den ersten Anblick hat es den Anschein, als wenn dieser Unterschied in der Gliederung der Cheliceren sicher zur Ordnungsberechtigung der *Palpigraden* führen müßte, bei näherem Zusehen erweist sich dieser Schluß aber keineswegs als notwendig.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß die Cheliceren von *Koenenia* ursprünglicher gebaut sind als die der *Pedipalpen,* und ihre drei Glieder entsprechen in jeder Hinsicht den drei Chelicerengliedern der *Merostomata (Limulus, Eurypterus)* auf der einen, der *Opiliones* auf der anderen Seite, indem sie bei den Vertretern dieser Gruppen den gleichen Bau und die gleiche Lagerung teilen; gleichwertig sind ihnen natürlich auch die dreigliedrigen Cheliceren anderer Arachniden *(Scorpiones,* manche *Acari).* Die 2 Glieder der Cheliceren der *Pedipalpen* sind den beiden Endgliedern derselben Extremität von *Koenenia* homolog, und die Unterschiede, welche sie zwischen den *Uro-* und *Amblypygen* zeigen, sind von nur untergeordneter Bedeutung im Hinblick auf den, der zwischen diesen Formen und den *Palpigraden* in dem fraglichen Organ besteht.

Doch schon das Vorkommen von drei- bis eingliedrigen Cheliceren innerhalb der ohne Zweifel einheitlichen Ordnung der Acari erweist die Möglichkeit, daß auch bei den Vertretern der Pedipalpen die Zahl der Chelicerenglieder eine verschiedene sein kann. Zur Beurteilung der Tragweite dieser Differenz ist aber noch folgender Punkt zu Rate zu ziehen: Wie es durch eine Neubearbeitung einer Reihe fossiler Arachniden aus dem Carbon Pocock (54) dargetan hat, stammen die *Opilionen* wahrscheinlich von *Amblypygen*-ähnlichen Formen, den ***Anthracomarti***, ab, welche mit den heute lebenden *Tarantuliden* die allgemeine Gestalt des Körpers, die Anordnung der prosomalen Extremitäten, den Besitz nur eines Gnathopodenpaares (2. Extremität), die Gliederung des Hinterleibes, namentlich der mesosomalen Segmente, und das Fehlen eines Telsons teilten, durch die Gestaltung der hintersten Leibesringe, die Reduktion des „Genitaloperculums", die bedeutende Vergrößerung der Hüften des letzten prosomalen Beinpaares und die Dreigliedrigkeit der Cheliceren aber bereits eine Mittelstellung zwischen den *Amblypygen* und den heutigen *Opilionen* einnahmen;

die ursprüngliche Dreizahl ihrer Cheliceren hat sich dann ohne weiteres auf ihre Nachkommen, die *Opilionen,* vererbt.

Diese alten *Anthracomarten* besaßen also, obschon sie sich als Abkömmlinge *amblypygen*-artiger *Pedipalpen*ahnen erweisen, dreigliedrige Cheliceren, und dieser Umstand zwingt uns zu der Annahme, daß den Ahnen der *Pedipalpen* gleichfalls noch die ursprüngliche Dreizahl derselben eigen war, und daß die Abzweigung der *Uro-* und *Amblypygi* erst nach der Trennung in *Palpigradi* und *Pedipalpi* erfolgte — wenn überhaupt die Stammesgeschichte dieser Formen so einfach sich gestaltet hat —, jene die Zahl der Chelicerenglieder unverändert beibehielten, diese aber deren Basalglied verloren.

Legt man dennoch auf den Bau der Cheliceren das Hauptgewicht, so finden wieder bei einer Abtrennung der *Palpigraden* andere zwischen ihnen und den *Pedipalpen* übereinstimmende Organisationsmerkmale nicht den richtigen systematischen Ausdruck.

Schließlich erzwingt das Vorkommen einer Reihe gleichartiger Zähne am Innenrande des beweglichen Scherenfingers (Endglied) der Chelicere bei **Trithyreus** wie bei **Koenenia** und die Ausbildung eines wirklichen unbeweglichen Scherenarmes bei *Trithyreus* — der mit jenem von *Koenenia* zwar nicht den Besitz ebensolcher Zähne und die entolaterale Lage teilt, ihm (zufolge seiner entoventralen Lage und der von mir anderen Ortes (16) mitgeteilten Beweise) aber nichts desto weniger ganz homolog ist und auch in diesem Punkte *Trithyreus* zu einer Mittelform zwischen *Koenenia* und den *Thelyphoniden* macht — die ordomäßige Zugehörigkeit der *Palpigraden* zu den *Pedipalpen.* —

Der zwischen beiden Gruppen nachgewiesene Unterschied in der **Zahl der Hinterleibsringe** ist ferner garnicht geeignet, einen stichhaltigen Grund für die Ordnungsberechtigung der ersteren abzugeben. Wir brauchen zum Vergleiche nur die gewiß einheitlichen Ordnungen der *Araneae, Opiliones* und *Acari* heranzuziehen, um uns davon zu überzeugen, daß die Anzahl der Segmente des Opisthosoma innerhalb einer Ordnung beträchtlich wechseln kann, und bedenken wir, daß bei den *Araneen* und den *Acarinen* Formen mit wohlgegliedertem und solche mit fast ungegliedertem, kugelförmigem Hinterleib vorkommen, so nehmen wir an dem einen bei *Koenenia* fehlenden Segment des *Pedipalpen*leibes, dessen Reduktionszone zudem auf die beiden vor dem „Postabdomen" gelegenen Ringe (7 und 8) eingeengt werden konnte, nicht den geringsten Anstoß mehr. Wie viel eher wäre man dann berechtigt, die *Amblypygen* wegen des Verlustes des Schwanzfadens von den *Uropygen* zu trennen und als eine eigene Ordnung zu eruieren. —

Die **Bauverhältnisse der fünf postoralen Extremitätenpaare** endlich beweisen weit eher die Zusammengehörigkeit der beiden fraglichen Ordnungen als ihre gegenseitige Unabhängigkeit.

Finden wir doch übereinstimmend in beiden Gruppen, daß nur die drei hintersten prosomalen Beinpaare der Lokomotion dienen und das 3. Extremitätenpaar der Tastfunktion angepaßt ist, außerhalb der Reihe der anderen Beinpaare lateroventral dem Vorderleibe ansitzt und überdies eine mehr oder weniger beträchtliche sekundäre Verlängerung und Zergliederung der distalen Glieder erfahren hat. Vermitteln bei anderen Arachniden auch nur die drei letzten Paare die Fortbewegung, so haben wir es mit Formen *(Solifuga,* [manche *Acari*]) zu tun, die nicht nur auf Grund ihrer völlig abweichenden Körperorganisation, sondern auch zufolge ihrer abweichenden Beingliederung (Vorkommen der Zweigliedrigkeit des Trochanters und des Femur, Fehlen der Patella) für einen Vergleich außer Frage stehen; und

prüfen wir andrerseits die Arachniden mit entwickelter Patella näher, so kann *Koenenia* wieder nur ein *Pedipalp* sein, da die *Araneen* sowohl, wie auch *Cryptostemma* und die *Opilionen* ihrerseits scharf umgrenzt sind und verhältlich ferne stehen.

Allein die 2. Extremität zeigt bei den *Palpigraden* einen ganz anderen Bau als bei den *Pedipalpen*. Die Coxen derselben sind oben schon besprochen, und ich kann mich folglich auf den sogen. „Palpus" beschränken. Ist dieser bei den letzteren dazu bestimmt, die Beutetiere zu packen und festzuhalten, und dementsprechend mächtig ausgebildet, mit Dornen und Stacheln besetzt, so ist er bei *Koenenia* zart wie die anderen Paare, einfach beinförmig, normal gegliedert und mit einem zweiklauigen Praetarsus versehen. Und trotz dieser Verschiedenheiten eine bemerkenswerte Übereinstimmung im Fehlen der den anderen Beinen zukommenden Patella, ein Faktum, das ohne die Annahme nächster Verwandtschaft der *Palpigraden* und *Pedipalpen* unverständlich bleibt, da sowohl bei den *Araneen*, wie bei den *Opilionen* die Patella der 2. Extremität genau so gut zukommt, wie den übrigen Beinpaaren. *Cryptostemma* schließt sich hierin den *Pedipalpen* an, doch komme ich auf diese aberrante Form in der Folge noch zu sprechen. Weiter geben uns aber die **Opilionen** den schönsten Beweis, wie wenig die im Bau der „Tasterglieder" der 2. Extremität zwischen **Koenenia** und den **Pedipalpen** vorhandenen Unterschiede bei der Ordnungsabgrenzung maßgebend sein können, da wir bei ihnen in ganz der gleichen Weise beide Formgestaltungen des „Palpus" antreffen: die *Laniatores* mit kräftigen, bedornten „Fangarmen", die *Palpatores* mit schlanken, beinförmigen, wahren „Tastern". — —

Den im feineren Bau der als „Tast-" oder „Hörhaare" bekannten Sinneshaare (die an einem oder mehreren Beinpaaren vorkommen, sogen. Trichobothrien oder besser zu sagen Bothriotrichen) zwischen *Koenenia* und den *holopeltiden* Pedipalpen nachweisbaren Unterschied scheint *Trithyreus cambridgei* zu überbrücken, bei dem diese Haare im wesentlichen mit denen der *Thelyphoniden* übereinstimmen, durch eine feine Wimperung in ihrem Grundteil aber zu den vierseitig gleichmäßig bewimperten der *Koenenien (mirabilis)* überleiten (cf. Taf. IV, Fig. 41 a—d).

Bei einem näheren Vergleich zwischen *Palpigraden, Uro-* und *Amblypygen* ergibt sich sodann die Tatsache, daß *Koenenia* in der Anordnung der postoralen Beinpaare sehr mit den *Uropygen*, speziell den *Schizonotiden*, übereinstimmt und mit jenen in gleicher Weise von den *Amblypygen* abweicht, die in diesem Punkte ja bekanntlich zu den *Araneen* überleiten. Halten wir uns weiter bewußt, daß die Gestalt und Lagerungsrichtung der Hüften der 3. Extremität bei *Koenenia* und den *Schizonotiden* einander geradezu überraschend ähnlich ist, während sie doch bei den *Thelyphoniden* von beiden deutlich abweicht, und ziehen wir ferner noch andere, gleich zu erörternde Charaktere in Betracht, so erscheint eine Loslösung der *Palpigraden* von den *Pedipalpen* künstlich und irreleitend.

Die Ähnlichkeiten zwischen beiden Formengruppen, speziell zwischen *Koenenia* und den *Schizonotiden*, sind damit tatsächlich keineswegs erschöpft.

Die schlanke Gestalt des Prosoma teilt *Koenenia* mit diesen, ebenso auch die gleiche Gliederung des prosomalen Carapax in ein großes Pro- und ein kleines Metapeltidium, zwischen denen sich bei den *Schizonotiden* freilich noch zwei kleine, keilförmige Mesopeltidia einschieben, die bei *Koenenia* weichhäutig geblieben sind.

Ähnliche Gleichheiten sind in der Gliederung des Opisthosoma ausgeprägt; die

drei letzten Körperringe sind bei *Palpigraden* und *Uropygen* ringförmig fest chitinisiert und bestehen nicht aus Tergit und Sternit; ihr letzter trägt zudem bei allen ein schwanzförmiges, von zwei Paaren Rotatormuskeln bewegtes Flagellum: wieder eine größere Übereinstimmung zwischen *Koenenia* und den *Uropygen*, als zwischen diesen und den *Amblypygen*, die kein Flagellum besitzen und deren drei letzten Ringe aus Tergiten und Sterniten zusammengesetzt sind. — Die anderen Hinterleibssegmente zeigen bei allen Formen normale Tergite (mit Ausnahme des 1. Segmentes bei *Koenenia*), Sternite freilich nur bei den stärker chitinisierten *Uro-* und *Amblypygen*, während solche bei den *Palpigraden* infolge der Kleinheit der Tierchen und ihres weichen Panzers mit Ausnahme des „Genitaloperculums" fehlen. (Ich lasse dies nicht unerwähnt, weil Hansen und Sörensen darauf Gewicht gelegt haben, daß bei *Koenenia* Tergite und Sternite nicht ausgebildet seien; sollten sich einmal größere Arten von *Koenenien* finden, so wird man sicherlich in typischer Form Rücken- und Bauchplatten wahrnehmen; die Erscheinung, daß kleine Formen, zumal wenn sie schon an und für sich zart chitinisiert sind, ihrer Sclerite verlustig gehen, ist doch garnicht selten in verschiedensten Gruppen der Arthropoden).

Auffällig ist auch der prinzipiell gleiche Bau des Genitaloperculums bei *Palpigraden* und *Pedipalpen*, das sich in dieser Gestalt, mit alleiniger Ausnahme der *Araneen*, bei keinem anderen Arachnid wiederfindet. —

Ein Vergleich der **inneren Anatomie** unserer Spinnentiere lehrt uns endlich auch die Zugehörigkeit der *Koenenien* zu den *Pedipalpen*.

Das Nervensystem besitzt bei den *Uropygen* und *Palpigraden* im Opisthosoma ein Ganglion, welches bei den *Thelyphoniden* etwa im 14. Leibessegment, bei den anderen im Genitalsegment, dorsal über dem Uterus, gelegen ist. Die *Amblypygen* entbehren eines Hinterleibsganglions und trennen sich darin nicht allein von den *Palpigraden*, sondern in gleicher Weise von den *Uropygen*.

Der Vorder- und prosomale Mitteldarm zeigt ebenso eine größere Ähnlichkeit bei *Palpigraden* und den *Schizonotiden*, als im Vergleich zu den *holopeltiden* Formen. Bei *Koenenia* und den *Uropygen* lernten wir das Vorhandensein einer oberen und unteren Gaumenplatte kennen, die den *Amblypygen* fehlt, sodann bei *Trithyreus* und *Koenenia* die Ausbildung eines einfachen ungelappten prosomalen Darmdivertikels, das bei *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* in 4 mehr oder weniger lange Schläuche gespalten ist.

Um vom Muskelsystem auch ein Faktum zu nennen, so konnte ich oben zeigen, wie *Trithyreus* in der Zahl der opisthosomalen Dorsoventralmuskeln eine Mittelstellung zwischen den *holopeltiden* Pedipalpen und *Koenenia* einnimmt, indem wir bei jenen 8, bei *Trithyreus* 7, bei *Koenenia* nur 6 Paar in den ersten 6—8 Hinterleibssegmenten antreffen; das erste Paar zeigt bei allen 3 Gruppen, die gleiche Verlagerung seiner ventralen Insertionspunkte vom 1. Hinterleibssternit auf die Hinterfläche des prosomalen Entosternums; der 2. Dorsoventralmuskel ist bei *Koenenia* normal auf der Vorderfläche des „Genitaloperculums" angeheftet, während er bei den *Uro-* und *Amblypygen* gleichfalls nach vorn vorgerückt ist und mit seinem Bauchende dem 1. Urosternit aufsitzt.

Das Entosternum des Prosoma von *Koenenia* weist in seinem Bau die meisten Beziehungen zu dem der *Uropygen* auf und läßt sich folglich mit der gleichen Bildung keines anderen Arachnids näher vergleichen; die Unterschiede, die es dem der *Uropygen* gegenüber

erkennen läßt, sind weit geringer, als die, welche das Entosternum zwischen den geschwänzten und ungeschwänzten megoperculaten *Lipoctena* zeigt.

Die Genitalorgane sind bei *Palpigraden* und *Pedipalpen* nach demselben Grundschema gebaut, wie oben dargetan ist, und die Verschiedenheiten, welche sich in ihnen zwischen diesen Gruppen finden, werden zur Genüge durch die zwischen den einzelnen Vertretern der alten Pedipalpen vorhandenen aufgehoben. Das einzige für die *Koenenien* spezifische Merkmal ist die Ausbildung von 2 Gonopodenpaaren (je 1 am 2. und 3. Segment des Hinterleibes), deren die anderen Formen nur 1 Paar (am Genitalsegment) besitzen, falls sie ihnen nicht etwa ganz (weibliche *Thelyphoniden*) fehlen.

Die Coxaldrüsen münden bei allen fraglichen Formen gleichmäßig an der Basis der Coxa der 3. Extremität auf deren inneren Seite, und die eigentümliche Tatsache, daß dieselben bei *Koenenia* in das Mesosoma hineinreichen und überdies in 3 hintereinander liegende Abschnitte zerfallen, deren bei *Uro-* und *Amblypygen* nur 2 unzweifelhaft nachzuweisen sind (wie bei den meisten anderen Cheliceraten exclusive der *Opilionen*) hängt wahrscheinlich mit dem Verlust der Malpighischen Gefäße zusammen, der aber ebenfalls an systematischer Bedeutung verliert, wenn wir bedenken, daß dieselben auch manchen *Milben* fehlen, anderen dagegen in normaler Weise zukommen. In der Lagerung der Coxaldrüsen im Prosoma stimmen sodann die *Palpigraden* im Gegensatz zu den *Amblypygen* ganz mit den *Uropygen* überein.

Bezüglich der Respirationsorgane nehmen die *Schizonotiden* wahrscheinlich den Platz einer die *holopeltiden Pedipalpen* mit 2 Paaren, mit den *Palpigraden* mit fehlenden Atmungsorganen verbindenden Gruppe ein, indem ihnen nur noch das vordere Lungenpaar eigen ist, das überdies von geringer Größe ist.

Schließlich kann man zum Beweise des „*Pedipalpen*charakters" der *Palpigraden* noch das Vorkommen ausstülpbarer Ventralsäckchenpaare am Mesosoma bei *Koenenia* (in 3 Paaren am [2. und 3.,] 4.—6. Segment) und einigen *Amblypygen* (in 1 Paar am 3. Segment), die in beiden Fällen durch gleichartige Muskeln retrahiert werden, heranziehen, da solche von anderen Arachniden nicht bekannt geworden sind.

Ein nennenswerter Unterschied zwischen *Palpigraden* und *Pedipalpen* ist endlich der völlige Mangel von Porenkanälen und den mit diesen in genetischer Beziehung stehenden Spaltorganen bei *Koenenia*, die den *Pedipalpen*, wie allen stärker chitinisierten Arachniden in typischer Ausbildung eigen sind. Es steht dieser Unterschied wohl unmittelbar mit der Zartheit des Chitins bei den *Koenenien* in Zusammenhang und verliert an Bedeutung nicht nur durch die Tatsache, daß es unter den *Milben* Formen mit und ohne Hautporen und Spaltorgane gibt, sondern auch durch jene, daß umgewandelte Porenkanäle bei *Koenenia* im Uterus externus der Weibchen nachgewiesen werden konnten, die uns anzeigen, daß bei den Ahnen dieser kleinen Geißelspinnen die fraglichen Organe weiter verbreitet waren. —

So sehen wir denn, daß außer den Merkmalen, welche für jede der drei Gruppen der *Palpigraden, Uropygen* und *Amblypygen* spezifisch sind, eine nicht geringe Anzahl solcher vorhanden ist, welche teils die *Palpigraden* mit den *Uropygen*, teils diese mit den *Amblypygen* derart nahe verbinden, daß eine Trennung dieser drei Formenkreise in dem von Grassi, Hansen, Sörensen und ihren Nachfolgern gewollten Sinne unmöglich wird, wenn wir ihre gesamte Organisation im Auge behalten und uns nicht durch das eine oder andere unter-

geordnete Merkmal beeinflussen lassen. Ähnlich wie die **Amblypygen** zwischen den **Uropygen** und **Araneen**, so vermitteln die **Uropygen** zwischen jenen und den **Palpigraden**, im engeren die **Schizonotiden** zwischen **Thelyphoniden** und **Koenenien**, und es ist schwer zu sagen, welche der 3 Gruppen näher miteinander verwandt sind. Ich möchte sie als die gegenwärtigen Enden dreier, bereits in praecarboner Zeit herausdifferenzierter, gleichwertiger Entwicklungsreihen dieser ältesten uns bekannten Lipoctenenordnung auffassen, welche in einer gleichfalls vor der Steinkohlenformation gelegenen Erdperiode zur Stammordnung der übrigen lipoctenen Arachniden geworden ist.

Eines seltsamen Arachnids muß hier noch gedacht werden, für welches Thorell (68) die Ordnung der „*Meridogastra*" errichtet hat, und welches Karsch (33) als letzten Ausläufer der fossilen *Anthracomarti* auffassen und unter den recenten Arachniden den *Pedipalpen* am meisten nähern möchte. In der Tat schließt sich *Cryptostemma* durch mehrere Merkmale eng an die *Pedipalpen* an: so durch die Gestaltung des Labrums und der Hüften des 2. Extremitätenpaares, sowie deren gegenseitige Verbindung an die *Uropygen*, an dieselbe Gruppe durch den Besitz einer Schere an der 2. Extremität, durch die lateroventrale Insertion der 3. Extremität, durch das Fehlen einer den 4 letzten Beinpaaren zukommenden Patella an der 2. Extremität an die *Pedipalpen* im allgemeinen. Folgende Charaktere trennen die *Meridogastra* aber deutlich von den *Pedipalpen* und machen ihre systematische Selbständigkeit notwendig: Die Form der Cheliceren, die Zweigliedrigkeit des Femur der 2., 5. und 6. Extremität, die speziellere Gestaltung des Telopodits der 2. Extremität, das Fehlen des Praegenitalsegmentes, sowie des für die *Megoperculaten* typischen großen Genitaloperculums, die eigenartige Gliederung des Carapax und endlich die Gliederung des Hinterleibes. Von der inneren Anatomie der *Cryptostemmen* ist mir leider nichts bekannt, auch vermag ich nichts über ihre Atmungsorgane auszusagen, doch könnte deren Gestaltung vielleicht eine weitere Annäherung der fraglichen Gruppe an die Pedipalpen, niemals aber eine Einreihung derselben in diese Ordnung gestatten. Aus diesem Grunde erschien es mir auch gegeben, *Cryptostemma* in dieser Schrift nur vorübergehend in den Kreis der Betrachtung hereinzuziehen.

Der Übersicht halber möge noch eine kurze Diagnostik der *Pedipalpi* und ihrer Unterordnungen folgen, an die weiter einige Bemerkungen über die Verwandtschaft der Unterfamilien der *Tarantuliden* angeschlossen seien.

Ordo Pedipalpi Latr.

(Die Merkmale der übergeordneten Unterklasse und Überordnung bleiben unerwähnt.)

Prosoma: Nur die 3 hinteren Extremitätenpaare, welche in keinem Falle der Patella entbehren, dienen der Lokomotion. Das 2. Extremitätenpaar, mit oder ohne Gnathocoxen, ist normal beinförmig oder in kräftige Fangarme mit oder ohne Endschere umgewandelt, stets ohne Patella. Das 3. Extremitätenpaar ist im Gegensatz zum 2. und 4.—6. seitlich inseriert, dem Tastsinne angepaßt, verlängert, Tarsus oder Tarsus und Tibia mehr oder weniger weitgehend sekundär gegliedert, mit oder ohne Patella. Öffnung der Coxaldrüsen stets am Innenrande des Hüftgrundes der 3. Extremität, spaltförmig. Carapax einfach oder sekundär gegliedert.

Opisthosoma: Von den 11—12 Segmenten bildet das 1. (Praegenitalsegment), welches stets erhalten bleibt, eine mehr oder weniger enge Vorder- und Hinterleib verbindende Taille. 2. Urosternit stellt ein großes „Genitaloperculum" dar, hinter dem die Genitalöffnung gelegen ist. Der ventrale Insertionspunkt der 1. Dorsoventralmuskeln nach vorn auf die Hinterfläche des prosomalen Entosternums verschoben. Atmungsorgane als Lungen ausgebildet oder fehlend.

Telson: Als 1—vielgliedriges Flagellum vorhanden oder fehlend.

I. Subordo Palpigradi (Thorell, ut. ordo.)

(= *Microthelyphonida* [Grassi].)

Cheliceren 3gliedrig, die beiden Endglieder eine Schere mit außenseitlich inseriertem beweglichem Finger bildend. 2. Extremitätenpaar einfach beinförmig, mit normaler Gliederung und 2klauigem Praetarsus. 3. Extremitätenpaar mit Patella und Praetarsus. Prosoma länger als breit, Carapax in ein großes Pro- und ein kleines Metapeltidium gegliedert (Mesopeltidia weichhäutig). Hüften der 4 letzten Beinpaare nicht strahlig angeordnet. Labiales Prosternum und äußere Mundhöhle vorhanden; Gnathocoxit fehlt. Prosomales Entosternum mit 1 Foramen. Prosomales Darmdivertikel einfach, Malpighische Gefäße und Analdrüsen fehlen. Coxaldrüsen lang schlauchförmig, aus 3 hinter einander liegenden Abschnitten bestehend, bis ins Genitalsegment reichend. Die 3 letzten Körperringe ein Postabdomen bildend, jeder ringförmig chitinisiert. Flagellum vorhanden.

Familie Koeneniadae Grassi (et Calandr.).

11 Hinterleibsringe. Augen fehlen, am Vorderrande des Propeltidiums eine mediane und 2 laterale Sinneshaargruppen. Respirationsorgane fehlen; bisweilen ausstülpbare Ventralsäckchen (am 2.–6. Hinterleibsring). 6 opisthosomale Dorsoventralmuskelpaare im 1.–6. Segment. Nervenkette mit Hinterleibsganglion im Genitalsegment. Gonopoden vorhanden (im Genital- und Postgenitalsegment), Samenreservoir des ♂ einfach, Ovarium meist unpaar, selten paarig. Integument zart, ohne eigentliche Porenkanäle und Spaltorgane; Hinterleib mit nur 8 zarten Tergiten, eigentliche Sternite fehlen mit Ausnahme des Genitaloperculums. Flagellum vielgliedrig.

Gattung ***Koenenia*** Grassi (et Calandruccio).

Typus: *Koenenia mirabilis* Grassi (et Calandruccio) ♀.

Untergattung ***Prokoenenia*** CB., Rucker.

(Von der typischen *Koenenia* durch den Besitz ausstülpbarer Ventralsäckchen unterschieden.)

Typus: *K. wheeleri* Rucker.

II. Subordo Uropygi Thorell.

Cheliceren 2gliedrig, Endglied dorsal inseriert. 2. Extremitätenpaar als Fangarme ausgebildet, mit 1klauigem Praetarsus oder Scheinklaue. 3. Extremität ohne Patella und Praetarsus. Prosoma länger als breit. Hüften wie bei I. angeordnet. Labiales Prosternum fehlt, äußere Mundhöhle und Gnathocoxit vorhanden. Malpighische Gefäße vorhanden. Coxaldrüsen einen mehrfach gewundenen Schlauchkomplex darstellend, im Prosoma seitlich vom Entosternum. Die 3 letzten Körperringe und Flagellum wie bei I. 12 Hinterleibsringe. Integument normal.

Tribus 1: ***Schizopeltidia CB.*** (= *Tartaridi* Cambr., Thor.)

Carapax in ein großes Propeltidium, 2 kleine, keilförmige Mesopeltidia und 1 wieder etwas größeres Metapeltidium gegliedert. Unbeweglicher Scherenfinger der Chelicere lang. 2. Extremität mit 1klauigem Praetarsus. Untere Gaumenplatte mit Pharyngealrinne (Pseudotrachea). Augen fehlen. 1 Lungenpaar im Genitalsegment. Die beiden Längsstämme des prosomalen Entosternums außer durch die hintere Querplatte nur durch 1 vordere Querbrücke verbunden. 7 opisthosomale Dorsoventralmuskelpaare. Nervenkette mit Hinterleibsganglion im Genitalsegment. Gonopoden (im Genitalsegment) und (ventrale) Receptacula seminis beim ♀ vorhanden. Ovarium unpaar. Analdrüsen fehlen. Caudalorgane fehlen. Flagellum 1- bis 3gliedrig. Prosomales Darmdivertikel einfach.

Familie Schizonotidae Thor.

Mit den Merkmalen der Tribus.

2 Gattungen: *Schizonotus* Thor. und *Trithyreus* Krpln.

Tribus 2: ***Holopeltidia CB.*** (= *Oxypoeei* Thorell.)

Carapax ungegliedert. Unbeweglicher Scherenfinger kurz. 2. Extremität mit Scheinklaue (echter Endschere). Untere Gaumenplatte ohne Pharyngealrinne. Median- und Lateralaugen vorhanden. 2 Lungenpaare im 2. und 3. Hinterleibssegment. Die beiden Längsstämme des Prosoma außer durch die hintere Querplatte durch 2 vordere Querbrücken verbunden. 8 opisthosomale Dorsoventralmuskelpaare. Nervenkette mit Hinterleibsganglion im 8. bis 9. Segment. Gonopoden nur beim ♂, dessen Samenreservoir kompliziert und mit Dorsalschläuchen ausgestattet; beim ♀ (laterale) Receptacula seminis; Ovarien meist paarig. Analdrüsen vorhanden. Caudalorgane vorhanden. Flagellum vielgliedrig. Prosomales Darmdivertikel mit 4 seitlichen Blindsackpaaren.

Familie Thelyphonidae H. Lucas.

Mit den Merkmalen der Tribus und anderen weniger wichtigen Charakteren.
Mehrere Gattungen.

III. Subordo Amblypygi Thorell.

Cheliceren wie bei II., unbeweglicher Scherenfinger fast ganz rückgebildet. 2. Extremität wie bei II. 3. Extremität mit Patella und rudiment. Praetarsus. Prosoma so breit oder breiter als lang. Hüften der Beinpaare strahlig angeordnet. Labiales Prosternum und äußere Mundhöhle fehlt, Gnathocoxit vorhanden, mit „Pseudotrachea" nahe der Mundöffnung. Malpighische Gefäße vorhanden. Coxaldrüsen ähnlich wie bei II., auf dem Entosternum ruhend. Alle 12 Hinterleibssegmente normal mit Tergit und Sternit. Integument normal. Flagellum fehlt.

Familie Tarantulidae.

Carapax einheitlich, rundlich, so breit oder breiter als lang. Augen wie bei II, 2. 2 Lungenpaare wie bei II, 2. Prosomales Entosternum mit breiter einheitlicher Fläche, ohne Foramina; opisthosomale Dorsoventralmuskel wie bei II, 2. Nervenkette ohne Hinterleibsganglion. Gonopoden (am Genitalsegment) vorhanden; Samenreservoire verzweigt, ohne Dorsalschläuche; Receptacula seminis fehlen; Ovarium meist paarig. Analdrüsen fehlen. Prosomales Darmdivertikel ähnlich wie bei II, 2.

Die Gattungen gruppieren sich in 3 Unterfamilien, von denen die *Phrynichinae* Sim. und *Charontinae* Sim. näher miteinander verwandt sind als die ersteren mit den *Tarantulinae* Sim.

1. Coconhalter der ♀♀ aus 2 einfachen Papillen bestehend, oder mit je 1 seitlichen schwachen, unbeweglichen Dorn oder fehlend; 3. Hinterleibssegment mit 1 Paar ausstülpbarer Ventralsäckchen, deren jedes 1 Deckplättchen besitzt, oder die Ventralsäckchen sind mehr oder weniger rückgebildet; in den letzteren Fällen (auch bei fehlendem Coconhalter) ist das Endglied der 2. Extremität mit deutlich abgegliedertem, 1klauigem Praetarsus versehen, sonst ist es eine Scheinklaue.

a) Praetarsus der 4.—6. Extremität ohne Pulvillus, Endglied der 2. Extremität stets eine Scheinklaue, Tibia des letzten Beinpaares 1- oder 2gliedrig, Tarsus (inkl. Basitarsus) stets 5gliedrig, Tibienenddornen der 2. Extremität nach vorn gerichtet, den Grund der ausgestreckten „Hand" weit überragend:

Phrynichinae Sim.

Hierher die Gattungen: *Phrynichus* Karsch, *Damon* C. L. Koch.

b) Praetarsus der 4.—6. Extremität mit Pulvillus, Endglied der 2. Extremität eine Scheinklaue oder ein echter Praetarsus (alte Nomenklatur: Finger 1- oder 2gliedrig), Tibia des letzten Beinpaares 3- oder 4gliedrig, Tarsus (inkl. Basitarsus) 6gliedrig, Tibienenddornen der 2. Extremität seitlich gerichtet, den Grund der ausgestreckten „Hand" kaum überragend:

Charontinae Sim.

Hierher die Gattungen: *Charon* Karsch, *Stygophrynus* Krpln., *Sarax* Sim.,
Charinus Sim., *Catagius* Thor.

2. Coconhalter der ♀♀ aus einer festen, 2teiligen, mit je 1 beweglichen Haken seitlich versehenen, Platte bestehend; 3. Hinterleibssegment ohne Ventralsäckchen; Endglied der 2. Extremität stets eine Scheinklaue. — Praetarsus der 4.—6. Extremität ohne Pulvillus, Tibia des letzten Beinpaares stets 3gliedrig, Tarsus (inkl. Basitarsus) 5gliedrig; Tibienenddornen der 2. Extremität wie bei 1. b):

Tarantulinae Sim.

Hierher die Gattungen: *Acanthophrynus* Krpln., *Tarantula* F., *Admetus* C. L. Koch, und der durch einen langen, nach hinten gerichteten Griffelfortsatz am Trochanter der 2. Extremität abweichende *Heterophrynus* Poc.

Erst in allerjüngster Zeit hat Pocock (56) die von E. Simon (61) aufgestellte und von H. J. Hansen (28) und Kraepelin weiter gefestigte Einteilung der *Amblypygen* zu Gunsten einer neuen fallen lassen, jedoch ohne dies näher zu begründen. Er teilt die *Tarantuliden* nach dem Fehlen und Vorkommen des letzterwähnten Trochanterfortsatzes von *Heterophrynus* Poc. in:

Phryninae Poc. (= *Tarantulidae* Karsch exkl. *Heterophrynus* Poc.) und

Heterophryninae Poc. (mit der Gattung *Heterophrynus* Poc.). Diese Einteilung ist aber genau so künstlich, wie wenn man die *Collembolen* z. B. in 2 Gruppen zerlegen wollte, deren eine den mit einer kronenartigen Dornenbildung auf dem 5. Abdominaltergit versehenen *Proctostephanus* CB., deren andere die übrigen Collembolen umfassen würde.

Vielmehr ist die Simon'sche Einteilung der *Tarantuliden* in die 3 von ihm benannten Unterfamilien eine durchaus natürliche und mit den Bauverhältnissen der verschiedenen Vertreter in Einklang stehende zu nennen. Nur über den Verwandtschaftsgrad derselben sind die bisherigen Anschauungen noch etwas zu modifizieren. Während Simon dieselben in der Reihenfolge: *Charontinae, Phrynichinae, Tarantulinae* zusammenstellte, reihte sie H. J. Hansen später als *Phrynichinae*, *Tarantulinae* und *Charontinae* aneinander und Kraepelin folgte ihm darin. Doch sagt dieser Forscher schon, „daß es zum mindesten zweifelhaft ist, ob die *Tarantulinen* oder die *Charontinen* den *Phrynichinen* am nächsten stehen." Ja, nach Aufzählung einer Anzahl von wichtigen Merkmalen kommt er zu dem Schlusse, daß „es den Tatsachen am besten entsprechen dürfte, wenn wir mit Hansen die *Phrynichinae* als den Ausgangspunkt der ganzen Gruppe betrachten, die beiden anderen Subfamilien aber als gleichwertige und gleicherweise von den *Phrynichinen*, nicht aber aus einander abzuleitende Gruppen anerkennen."

Dieser letzte Satz ist gewiß richtig, und Pocock hätte sich bei Abfassung seiner neuen Einteilung desselben besser erinnert. Freilich sind die *Phrynichinen* relativ ursprünglich, doch dürfen wir nicht vergessen, daß z. B. die *Charontinen* mit Praetarsus an der 2. Extremität in diesem Merkmal zweifellos noch ursprünglicher sind als die *Phrynichinen*. Dennoch möchte auch ich sie als die Ausgangsgruppe betrachten, mit der die *Charontinen* durch *Charon* so eng verbunden sind, daß man versucht ist, beide zu einer höheren Einheit zusammenzufassen. Der Bau des Coconhalters und der Besitz der Ventralsäckchen (die nur selten fehlen, bei *Charinus* und *Catagius*) beweisen die im Hinblick auf die *Tarantulinen* engere Verwandtschaft

beider Unterfamilien. Aber auch die *Tarantulinen* zeigen Beziehungen zu den *Phrynichinen*, doch fehlt zwischen beiden ein Bindeglied, wie es *Charon* zwischen den *Charontinen* und *Phrynichinen* darstellt. Aus diesem Grunde erscheint es mir besser, die alte Anordnung Simons mit alleiniger Umstellung der letztgenannten Unterfamilien wieder in Anwendung zu bringen, wie es in der obigen Übersicht geschehen ist.

* * *

Die Beziehungen der Pedipalpen zu den übrigen Arachnidenordnungen erscheinen nach den bereits mehrmals erwähnten neuen Entdeckungen Pocock's (54), die sich auf die Ableitung der *Opilionen* aus *amblypygen*artigen Vorfahren beziehen, und nach der Einreihung der *Palpigraden* in ihren Formenkreis etwas anders, als ich sie früher (12) durch ein Schema auszudrücken versucht hatte, bei dessen Aufstellung mich vor allem anatomische Merkmale geleitet hatten. Zwar gibt mein Schema die verwandtschaftliche Stellung der einzelnen Pedipalpen-Typen so wieder, wie ich sie auch heute noch annehmen möchte, aber die Errichtung einer besonderen Reihe „*holotracheater*" Formen ist unter Voraussetzung der Richtigkeit der Entdeckungen Pocock's unhaltbar geworden, wie andrerseits auch seine „*Caulogastra*" keine systematisch-phylogenetische Einheit mehr darstellen. Die Ordnung der Pedipalpen nimmt vielmehr, wie es bereits früher von anderen Forschern angedeutet worden ist, eine weit mehr centrale Lage im System der **Lipoctenen** ein, als ich es damals annahm.

Es ergibt sich damit aber auch gleichzeitig die Annahme, daß die Ahnen der Pedipalpen (in praecarboner Zeit) noch sehr viel polymorpher waren, als es die heutigen Reste derselben sind, und ihre Vielgestaltigkeit muß sich sowohl auf die Gliederung der prosomalen Extremitäten, wie auf die Mundbildung, Lage und Form der Respirationsorgane, den Besitz des Telsons und andere, weniger wichtige Merkmale und solche der inneren Anatomie erstreckt haben. Unter den heutigen Arachniden sind es nur die Milben, die in ähnlicher Weise überaus polymorph sind, doch bezieht sich bei ihnen dieser Charakter nicht auch auf die gleichen Merkmale. Die hypothetischen Ahnen der Pedipalpen müssen unter den Arachniden eine ähnliche Kollektivgruppe dargestellt haben, wie es für die Säugetiere die Formen des Alttertiärs gewesen sind.

Die den *Pedipalpen* nächst verwandte Gruppe, die **Araneen**, sind ja noch so eng mit ihnen verbunden, daß beide als **Megoperculata** zusammengefaßt werden konnten, und wie die *Araneen*, so verdanken auch die **Opilionen**[1] ihren Ursprung höchstwahrscheinlich *amplypygen*-

[1] In einer wertvollen Arbeit über die Systematik der *Opilionen* (55) glaubt Pocock eine Richtigstellung meiner Angabe (12) über die prosomalen Sternalgebilde einiger Formen dieser Arachnidenordnung bringen zu müssen. Er sagt pag. 508: „It appears to me in all Opiliones, including the Anepignathi (*Leptopsalis* etc.), the sternal sclerite that lies behind the labium represents the sternal elements of the posterior four somites of the prosoma, and is strictly homologous throughout the order." Veranlassung fand Pocock dazu in meiner Vergleichstabelle der prosomalen Sternalgebilde der *Cheliceraten*, in der an Stelle der Sterna des letzten (*Leptopsalis*, *Pachylus*), der 2 (*Trogulus*) oder 3 (*Nemastoma*) letzten prosomalen Segmente der Genitaldeckel verzeichnet worden war, der das 3. Urosternit morphologisch darstellt.

Daß ich aber bereits damals eine ähnliche Ansicht vertrat, wie die oben zitierte von Pocock, beweist die Anmerkung 16 auf Seite 445 (12), in der es heißt: „Der Genitaldeckel bedeckt ventral die Sternalpartie der 2 letzten Beinpaare (bei *Trogulus*), welch letztere so gleichzeitig die Decke der Geschlechtsöffnung darstellt; durch die Lage des Genitaldeckels

artigen Vorfahren und gelangten zu ihrer heutigen Gestaltung durch die Rückbildung des Genital- und Praegenitalsegmentes — die sich bereits bei ihren Ahnen, den *Anthracomarti* Karsch, (im Hinblick auf die *Amblypygen*) deutlich geltend gemacht hat — und durch die Neuerwerbung eines zweiten Gnathocoxitpaares (der 3. Extremität), die Vergrößerung der Hüften des letzten Beinpaares und die meist mächtige Entwicklung der Gonopoden. Die Cheliceren behielten ihre ursprüngliche Gliederung bei, von Atmungsorganen blieb nur 1 Paar (des 4. mesosomalen Segmentes) erhalten, und wie bei den *Araneen*, *Cryptostemma*, *Chelonethen* und vielen *Acari*, finden wir bei ihnen 4 Gangbeinpaare. — **Cryptostemma** stellt wahrscheinlich auch einen Abkömmling der alten *Pedipalpen* dar; in die Verwandtschaftsgruppe der *Megoperculaten* und *Opilionen* gehört es zweifellos durch den Besitz einer Patella an der 3.—6. Extremität, und an die *Uropygen* speziell erinnert es unter anderem durch die Gestaltung des Labrums und der Hüften der 2. Extremität, deren Verwachsung aber noch weiter gediehen ist; ferner deutet die lateroventrale Insertion des 3. Beinpaares auf *Pedipalpen* hin. Auf die *Opilionen* weist aber wiederum hin die Rückbildung des praegenitalen Segmentes und die Lage der Geschlechtsöffnung hinter den Coxen der letzten Beine, und auf die *Chelonethen* die zweigliedrigen Cheliceren, deren beweglicher Finger wie bei diesen außenseitlich inseriert.

Entgegen meiner früheren, mit der Pocock's im Einklang stehenden Anschauung glaube ich jetzt, daß die Tailleneinschnürung der **Caulogastra** Pocock's, die ihren höchsten Grad bei den *Amblypygen* und *Araneen* erreicht hat, dagegen bei den *Uropygen*, *Koenenia* und *Cryptostemma* unbedeutend ist, nur von untergeordnetem phylogenetisch-systematischem Wert ist. Weit wichtiger scheint mir vielmehr der Besitz einer Patella zu sein, der die *Pedipalpen*, *Araneen*, *Opilionen* und *Meridogastra* eng mit einander verbindet, wie es schon früher von M. Laurie (41) angedeutet wurde.

Nichts desto weniger entstehen bei einer derartigen Gruppierung der fraglichen Ordnungen neue Schwierigkeiten in der Ableitung der *Acari*, *Chelonethi* und *Solifuga*. Die **Acarinen** mit den **Opilionen** in phylogenetische Beziehung zu bringen, ist auch heute noch die einzig haltbare Möglichkeit, zumal in Anbetracht der erst jüngst bekannt gewordenen *Notostigmata* Wight (cf. 79). Da diese Milben wie die *Opilionen* und *Araneen* an allen Beinen eine typische Patella besitzen, die bei den übrigen Gruppen dieser Ordnung (soweit bis jetzt mit Sicherheit bekannt ist) nicht mehr in ihrer echten Gestaltung auftritt und daher noch nicht unzweideutig hat nachgewiesen werden können, so dürften die *Acari* zweifellos in die Gruppe der patellaten Arachniden gehören. Die Mundbildung zeigt bei vielen ihrer ursprüng-

---

erklärt sich wahrscheinlich auch der Schwund eines eigentlichen, besonders chitinisierten Sternums, das gemäß der Lage der Coxae der betreffenden Beinpaare bei *Troguliden* und anderen *Palpatores* sehr wohl hätte entwickelt sein können." Bei den von mir damals untersuchten Typen, mit Ausnahme von *Pachylus*, ist der fragliche Körperteil tatsächlich nicht mit einem „Sklerit" bedeckt, man kann also von einem eigentlichen Sternum gar nicht sprechen.

Da nun weiter das Labium der *Opilionen* dort, wo es in typischer Gestaltung auftritt (*Phalangiden*, *Gonyleptiden* etc.) als Sternit des 3. prosomalen Segmentes erscheint (daher von mir als „labiales Tritosternum" aufgefaßt worden ist), so kann die weiche Sternalpartie hinter ihm bei *Phalangiden*, *Troguliden* etc. zunächst nur die verschmolzenen und rückgebildeten Sterna der 3 letzten prosomalen Segmente darstellen. Es erstreckt sich aber bei *Trogulus (tricarinatus)* und *Nemastoma (bimaculata)* a. e. diese Sternalpartie nach vorn bis zwischen die Coxen des 3. Extremitätenpaares, sodaß die Annahme gerechtfertigt erscheint, daß hier das ursprüngliche Tritosternum zum Teil *(Nemastoma)* oder ganz *(Trogulus)* mit in ihr enthalten ist.

Das Sternum der 3 hinteren prosomalen Segmente bei *Pachylus* und Verwandten war leider s. Z. von mir infolge seiner Schmalheit übersehen worden.

licheren Formen so viele Übereinstimmungen mit der der *Pedipalpen* (cf. 14), daß wir nur annehmen können, daß die *Acari* in diesem Merkmal den alten *Pedipalpen*charakter bewahrt, diesen die *Opilionen* dagegen sehr modifiziert haben; und so viele Milben es auch gibt, die nicht die mindeste *Opilionen*verwandtschaft verraten, so ist diese durch unzweifelhafte Bindeglieder (*Opilioacarus* Wight) doch wissenschaftlich gesichert, solange die Ordnung der *Acari* monophyletisch aufgefaßt werden kann und muß. — Die ***Chelonethen*** sind nach Kenntnisnahme der morphologischen Bedeutung des Scherenarmes der 2. Extremität, den sie nicht nur mit den *Scorpionen* und *Merostomen* (und *Crustaceen*), sondern in ganz der gleichen Weise mit den ***Thelyphoniden*** teilen, mit den geschwänzten Pedipalpen *(Uropygen)* in noch engeren Zusammenhang zu bringen, als es bisher möglich war. Die Mundbildung, die normale Gliederung des Leibes und das Bauprinzip der 2. Extremität z. B. dürften sie mit nur geringen Modifikationen von den alten Pedipalpenahnen übernommen haben. Von ihren 2 Paar Respirationsorganen ist aber vielleicht nur das vordere mit dem hinteren der heutigen Pedipalpen homolog zu setzen (cf. Anmerkung 1 auf Seite 54). — Am meisten verwischt bleiben immer noch die Beziehungen der ***Solifugen,*** deren Convergenz zu den hypothetischen Pedipalpenahnen der *Uropygen*reihe nur unsicher ist; aber wieder ist es die Mundbildung, welche eine verbindende Brücke zu ihnen zu schlagen scheint, wenn wir an den Bau der Coxen der 2. Extremität und an die Tatsache denken, daß noch ein zweiter *Pedipalpen*-Abkömmling, die *Palpigraden (Sternarthron, Koenenia),* sich ein ganz homologes „Rostrum" erworben hat.

Pocock's ehemalige Annahme, der auch ich mich anfänglich anschloß, daß „die Umwandlung der Kiemenlungen zu Tracheen einmal an die Wurzel der *Dipneumones*, sodann an die Wurzel der *Mycetophora* und *Holosomata* Pocock's verlegt werden müsse" kann nun im Hinblick auf die hypothetische Ahnengruppe der ***Pedipalpen*** dahin modifiziert werden, daß sich in eben dieser Gruppe bereits die Tendenz zur Bildung der Tracheen geltend machte, die *Opilionen, Acari, Chelonethen* und *Solifugen* die Tracheen unmittelbar von ihren Ahnen übernahmen, diese aber in der *Amblypygo-Araneen*reihe erst relativ spät zur Entwicklung gelangten. Auch muß die Entstehung der *Chelonethen* und *Solifugen* (auch der *Opilionen*) offenbar lange vor der Carbonzeit stattgefunden haben, als die Ahnenreihe der *Lipoctenen* noch eine größere Zahl der Respirationsorgane und die normale Zahl der Chelicerenglieder besaßen; und ähnliches gilt für das Telson, dessen Fehlen keine nähere Verwandtschaft der betreffenden Formen bedingt.

Die jetzige Gruppierung der 7 recenten Ordnungen der *lipoctenen Arachniden* ist auf Grund der vorhergehenden Absätze in mehreren Punkten gegen die älteren von Pocock (50) und mir (12) verschoben worden. Die beiden von Pocock aufgestellten Unterklassen der ***Ctenophora*** *(Scorpiones)* und ***Lipoctena*** sind aber zu recht bestehen geblieben, und darf man deshalb mit einiger Zuversicht erwarten, daß nun auch aus den verschiedenen zoologischen Lehrbüchern die alten Unterklassen der ***Arthrogastra*** und ***Sphaerogastra***, die den Anforderungen einer modernen Systematik nicht gerecht werden können, verschwinden werden. Folgende Einteilung der Arachniden dürfte dagegen bei gleichzeitiger Berücksichtigung der leider nicht zahlreichen palæontologischen Funde alle systematisch verwertbaren Merkmale in richtiger Weise zum Ausdruck bringen.

1. Unterklasse der Arachniden:

Ctenophora Pocock (1893) (= *Cteidophora* Börner 1902).

Ursprünglich 13 opisthosomale Segmente, deren erstes (Prægenitalsegment) während der Embryonalentwicklung rückgebildet wird. Beine ohne Patella. 2. Extremität mit primär-echter Schere, wohl unmittelbar von *Merostomen*-Ahnen übernommen. Primäre Kauladen (Coxognathen) an der 2.—4. Extremität. Telson. Lungen. 2 laterale und 1 mediane Augengruppe. Spezialisierte Beine am 3. mesosomalen Segment (Pectines).

1. Ordnung: *Scorpiones* Hempr. und Ehrenbg.

2. Unterklasse der Arachniden:

Lipoctena Pocock (1893).

Unzweifelhaft nachweisbar höchstens 12 opisthosomale Segmente. 2. Extremität wahrscheinlich nie mit primär-echter, doch bisweilen mit sekundär-echter Scheere. Primäre Kauladen nur an der 2. Extremität, oder auch hier rückgebildet *(Palpigradi, Solifugae)*. Sekundäre Kauladen bisweilen an der 3. und 4. Extremität (*Opiliones*). Lungen oder Tracheen. Die beiden Augengruppen der Skorpione bleiben erhalten oder machen verschiedene Wandlungen durch. Mesosomale Beinreste (als solche) wohl nirgends (Spinnwarzen, bezw. -beine der *Araneen*?), mesosomale Telopoditreste oft erhalten in verschiedenster Form. Telson vorhanden oder fehlend.

1. Sectio: **Patellata** mihi.

Alle Beine oder einige Paare derselben mit Patella, d. h. zweigliedriger Tibia; unter den Milben trifft dies sicher bei den *Notostigmata* Wight, vielleicht auch bei den übrigen Gruppen zu.

1. Subsectio: *Megoperculata* Börner (1902).

2. Urosternit (des Genitalsegmentes, Genitaloperculum) mächtig entwickelt, fest chitinisiert oder weich, die äußere Geschlechtsöffnung liegt als Querspalt hinter ihm. Prægenitalsegment bleibt mit Tergit oder Sternit oder nur mit ersterem erhalten. Lungen oder diese und Tracheen. Telson vorhanden oder fehlend.

2. Ordnung: *Pedipalpi* Latr.

3. Ordnung: *Araneae* Sundv.

2. Subsectio: *Cryptoperculata* Börner (1902).

Ein großes Genitaloperculum ist nicht entwickelt (nur bei den fossilen *Anthracomarti* hat es die Größe eines normalen Sternites). Die Genitalöffnung liegt hinter oder zwischen den Hüften der hinteren prosomalen Beinpaare, in einigen Milbengruppen sekundär wieder

nach hinten verschoben. Tracheen (bei *Cryptostemma*?). Telson fehlt. Prægenitalsegment (als solches) stets, bisweilen auch das eigentliche Genitalsegment *(Opiliones)* rückgebildet.

4. Ordnung: *Meridogastra* Thor.

5. Ordnung: *Anthracomarti* Karsch (fossil).

6. Ordnung: *Opiliones* Sundv.

7. Ordnung: *Acarina* Nitzsch.

2. Sectio: **Haplocnemata** mihi.

(ἁπλοῦς = einfach, κνήμη — Schienbein, Tibia).

Patella fehlt allen Beinen, d. h. Tibia stets eingliedrig.

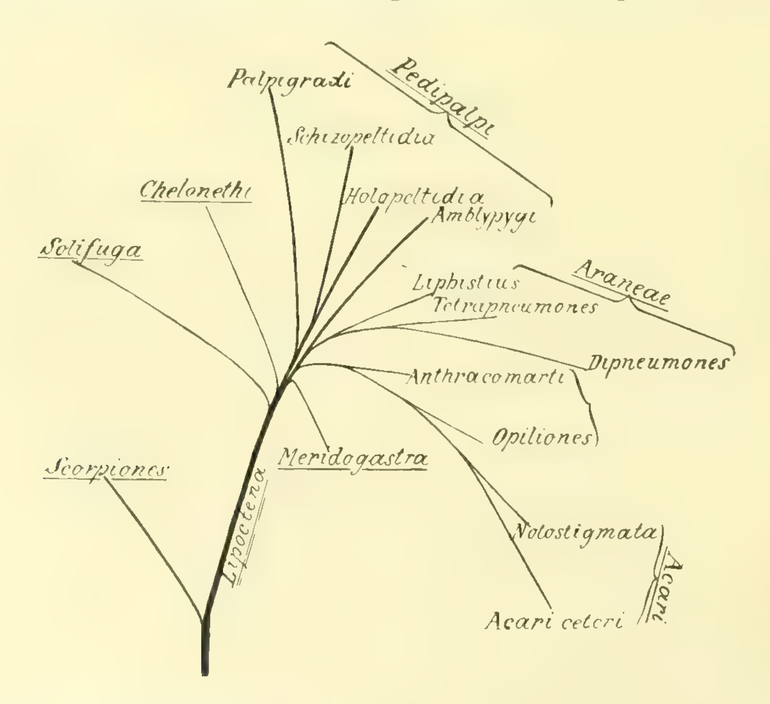
Die beiden Ordnungen dieser Sektion sind für sich den Subsectionen der *Patellata* gleichwertig, doch unterlasse ich es, entsprechende Kategorien für sie aufzustellen.

8. Ordnung: *Chelonethi* Thor.

9. Ordnung: *Solifugae* Sundv.

* * *

Nachstehendes Schema gibt meine jetzigen Anschauungen über die gegenseitigen Beziehungen der Arachnidentypen wieder, welches sich unter Berücksichtigung meines früheren Schemas (12) und der vorstehenden Ausführungen unschwer ergibt.



Trotz aller systematischen Versuche, trotz aller phylogenetischen Spekulationen sind aber noch manche in dem Schema ausgedrückten Punkte verschleiert. Die Natur hat sich auch hier zu plastisch erwiesen, als daß die bis heute konstruierten Schemata (oder Stamm-

bäume) allen Anforderungen hätten gerecht werden können. Nur eines scheint festzustehen, daß das Studium der Pedipalpen und der anderen Lipoctena eine phyletische Konvergenz von sehr kompliziertem Charakter lehrt, die mit der Collektivgruppe der hypothetischen Pedipalpenahnen die heutigen Lipoctenen verbindet, von denen allein die *Araneen* und *Acarinen* jüngeren Alters und einerseits auf *Amblypygen*, andererseits auf *Opilionen* zurückzuführen sind. Den kollektiven Charakter ihrer Ahnen haben die heutigen Pedipalpen nur bis zu einem gewissen Grade bewahrt, und ihre einzelnen Vertreter sind in ihrer jetzigen Gestalt zum Teil gewiß noch relativ junge Typen; allein die *Thelyphonen* scheinen ein hohes Alter zu besitzen und sich seit der Carbonzeit nur unbedeutend verändert zu haben. Aber auch sie sind noch jung im Vergleich zu den *Scorpionen*, die bereits im Silur ihre heutige Gestalt im wesentlichen besaßen. Ihre Beziehungen zu diesen sind nicht zahlreich und erstrecken sich in erster Linie auf den Besitz der gleichen Augengruppen, der Kiemenlungen, der Scherenarme an der 2. Extremität (was jedoch wahrscheinlich keine primäre Übereinstimmung ist), eines Telsons und anderer Merkmale, die ihnen allen als Arachniden eigentümlich sind.

Literatur-Verzeichnis.

1. (1895) Adensamer, Th. — Die Coxaldrüse von Thelyphonus caudatus. Zoolog. Anzeiger, Bd. XVIII, p. 424.
2. (1896) Barrois, J. — Mémoire sur le développement des Chelifer. Revue Suisse Z. T. 3.
3. (1893) Bernard, H. M. — The Endosternite of Scorpio compared with the homologous structures in other Arachnida. Ann. Mag. Nat. Hist. (6) Vol. 13.
4. (1895) Derselbe. — On the Spinning-Glands in Phrynus; with an Account of the so-called „Penis" and of the morphology of the Operculum. Journ. Linn. Soc. Vol. XXV, No. 161.
5. (1896) Derselbe. — The comparative Morphology of the Galeodidae. Transact. Linn. Soc. London. Vol. 6.
6. (1891) Berteaux, L. — Le poumon des Arachnides. La Cellule, Tome 5.
7. (1872) Bertkau, Ph. — Über die Respirationsorgane der Araneen. Archiv für Naturgeschichte.
8. (1884) Derselbe. — Über den Bau und die Funktion der sog. Leber bei den Spinnen. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 23.
9. (1884) Derselbe. — Über den Verdauungsapparat der Spinnen. Dieselbe Zeitschrift, Bd. 24.
10. (1852) Blanchard, E. — L' Organisation du Règne animal. Arachnides (Livraison 1—18, mit 36 Tafeln). Paris.
11. (1901) Börner, C. — Zur äußeren Morphologie von Koenenia mirabilis Grassi. Zoolog. Anz., Bd. XXIV, No. 652.
12. (1902) Derselbe. — Arachnolog. Studien. II und III. Zool. Anz. Bd. XXV, No. 673/674.
13. (1902) Derselbe. — Arachnologische Studien. IV. Die Geschlechtsorgane der Pedipalpen. Zool. Anz. Bd. XXVI, No. 688.
14. (1902) Derselbe. — Arachnolog. Studien. V. Die Mundbildung bei den Milben. Zool. Anz. Bd. XXVI, No. 688.
15. (1902) Derselbe. — Einiges über Pedipalpen in den Verhandlungen der deutschen zoolog. Gesellschaft 1902.
16. (1903) Derselbe. — Die Beingliederung der Arthropoden. 3. Mittlg. Die Cheliceraten, Crustaceen und Pantopoden betreffend. Sitzungsber. der Naturf. Freunde; Berlin, Juli 1903.
17. (1894/95) Brauer, A. — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Scorpions. I. u. II. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 57. und 59. Band.
18. (1872) Cambridge, P. — On a new Family and two new Species of Thelyphonidea Ann. Mag. Nat. Hist., 4. Ser. Vol. X. No. 60.
19. (1863) Claparède, E. — Études sur la Circulation du sang chex les Aranées du Genre Lycose. Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève. T. XVII, 1.
20. (1880) Croneberg, A. — Über die Mundteile der Arachniden. Arch. f. Naturgesch., 46. Jahrg., I. Bd.
21. (1899) Enderlein, G. — Die Respirationsorgane der Gastriden. Inaugural-Dissertation, Leipzig.
22. (1898) Gaskell, W. H. — On the Origin of Vertebrates, deduced from the study of Ammocoetes. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XXXIV.
23. (1893) Gaubert, P. — Recherches sur les organes des sens et sur les systèmes tégumentaire, glandulaire, et musculaire des appendices des Arachnides. Ann. Scienc. Nat. T. 13, p. 31—184.
24. (1901) Gough, L. H. — The development of Admetus pumilio K., a contribution to the Embryology of the Pedipalpi. Inaugural-Dissertation; Basel.
25. (1885) Grassi, B. — Intorno ad un nuovo Aracnide artrogastro (Koenenia mirabilis) che crediamo rappresentante d'un nuovo ordine (Microteliphonida). Natural. Sicil. Anno 4, p. 127—133.
26. (1886) Derselbe. — I Progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. Mem. V. (Es folgt nochmals der Titel von No. 25.) Bull. d. Soc. entom. Italiana, p. 153—172. Anno 18. Firenze.

27. (1890) Haase, E. — Beiträge zur Kenntnis der fossilen Arachniden. Zeitschr. d. deutsch. geolog. Gesellsch., Jahrg. 1890.

28. (1893) Hansen, H. J. — Organs and Characters in different Orders of Arachnids. Entomol. Meddelelser, p. 136—251, 4. Bd.

29. (1897) Derselbe und W. Sörensen. — The Order Palpigradi Thor. (Koenenia mirabilis Gr.) and its Relationship to the other Arachnida. Entomol. Tidskr. p. 223—240. Årg. 18, H. 4.

30. (1902) Hansen, H. J. — On six Species of Koenenia, with remarks on the order Palpigradi. Entomol. Tidskr. 1901. Årg. 22.

31. (1842) Hoeven, J. van d. — Bijdragen tot de Kennis van het geslacht Phrynus. Tijdskrift v. natur. Geschied., Bd. 9.

32. (1844) Derselbe. — Nervensystem des Thelyphonus. Dieselbe Zeitschrift, Bd. 10.

33. (1892) Karsch, F. — Über Cryptostemma Guér als einzigen recenten Ausläufer der fossillen Arachnoideen-Ordnung der Meridogastra Thorell. Berlin. Entomol. Zeitschr., Bd. XXXVII, Heft 1.

34. (1892) Korschelt, E. und Heider, K. — Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil, 2. Heft. Jena, Fischer.

35. Kraepelin, K. — a) (1895) Revision der Taranteliden Fabr. (Phrynidae Latr.) Abhandlgn. a. d. Geb. d. Naturw. Hamburg. 13. Bd.; b) (1897) Revision der Uropygi Thor. (Thelyphonidae auct.) Abhandl. Naturw. Ver. Hamburg. 15. Bd.

36. (1899) Derselbe. — Das Tierreich: Scorpiones und Pedipalpi. 8. Lieferung. Berlin.

37. (1881) Lankester, Ray. — Limulus an Arachnid. Quarterly Journal of Microsc. Science, Vol. 21 (New Series).

38. (1882) Derselbe. — On the Coxal Glands of Scorpio, hitherto undescribed and corresponding to the Brickred Glands of Limulus. Proc. Roy. Soc. Lond. Vol. 34.

39. (1884) Derselbe. — On the Sceletotrophic Tissues etc., of Limulus, Scorpio and Mygale. Quart. Journ. Microsc. Soc. Bd. XXIV.

40. (1885) Derselbe, W. B. S. Benham und Miss Beck. — On the Muskular and Endoskeletal Systems of Limulus and Scorpio; with some Notes on the Anatomy and Generic Characters of Scorpions. Transact. Zool. Soc. London, Vol. XI, Part X.

41. (1894) Laurie, M. — On the Morphology of the Pedipalpi. Journ. Linn. Soc. Z. Vol. XXV, No. 158. London.

42. (1887) Loman, J. C. C. — Altes und Neues über das Nephridium der Arachniden. Bijdragen tot de Dierkunde, Amsterdam.

43. (1884) Mac Leod, J. — La structure de l'intestin antérieur des Arachnides. Bull. Acad. Belg. T. 8.

44. (1884) Derselbe. — Recherches sur la structure et la signification de l' appareil respiratoire des Arachnides. Archive de Biologie, Vol. V.

45. (1886) Marx, G. — Notes on Thelyphonus Latr. Entomolog. Americana, II, No. 2, p. 38—40.

46. (1843) Newport. — On the structure etc. of the nervous and circulatory systems in Myriapoda and macrurus Arachnida. Philos. Transact.

47. (1897) Pereyaslawzewa, S. — Zur Entwicklungsgeschichte der Pedipalpen. Compt. Rend. T. 125, p. 319—321, p. 377—380.

48. (1877) Plateau, F. — Recherches sur la structure de l' appareil digestif et sur les phénomènes de la digestion chez les Aranéides Dipneumones. Bull. Acad. royale de Belgique (2. Sér.), t. XLIV, No. 8.

49. (1886) Derselbe. — De l' absence de mouvements respiratoires perceptibles chez les Arachnides. Arch. d. Biologie. T. VII.

50. (1893) Pocock, R. J. — On some Points in the Morphology of the Arachnida (s. s.) with Notes on the Classification of the Group. Ann. Mag. Nat. Hist. 6. Ser. Vol. 11.

51. (1902) Derselbe. — The Scottish Silurian Scorpion. Quart. Journ. Microsc. Science, p. 291—311; 1 pl.

52. (1902) Derselbe. — Studies on the Arachnid Entosternite. Dieselbe Zeitschrift, p. 225—262; 2 pl.

53. (1902) Derselbe. — On some Points in the Anatomy of the Alimentary and Nervous Systems of the Arachnidan Suborder Pedipalpi. Proc. Zool. Soc. London; Vol. II, Part I.

54. (1902) Derselbe. — Eophrynus and Allied Carboniferous Arachnida. Geolog. Magazine, Decade IV, Vol. IX, Oktober and November 1902; p. 439—448; 487—493.

55. (1902) Derselbe. — Some Points in the Morphology and Classification of the Opiliones. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7, Vol. X, Dezember.

56. (1902) Derselbe. — Arachnida, Scorpiones, Pepipalpi and Solifugae. Biologia centrali Americana. 1902.

57. (1901) Rucker, A. — The Texan Koenenia. The American Naturaliste. Vol. XXXV, No. 416. August.

58. (1903) Dieselbe. — Further observations on Koenenia. Zoolog. Jahrb., 18. Bd., Heft 3.

59. (1895) Schimkewitsch, W. — Über Bau und Entwicklung des Endosternits der Arachniden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie u. Ontogenie. 8. Bd., 2. Hft.

60. (1893) Schneider, A. — Mélanges arachnologiques. Tablettes Zoologiques. Poitiers. Tome 15, 16, 18—24, 24 bis, 25—30. (Nach dem Referat in den Neapeler Jahresberichten).

61. (1892) Simon, E. — Remarques sur la classification des Pedipalpes. Ann. Soc. Entomol. France, Vol. LXI, p. 45—51.

62. (1879) Sörensen, W. — Om Bygningen af Gonyleptiderne. Naturh. Tidsskr., Bd. XII, 3 R.

63. (1892) Strubell, A. — Zur Entwicklungsgeschichte der Pedipalpen. (Vorl. Mittlg.) Zool. Anz. Bd. XV, p. 87—93.

64. (1891) Sturany, R. — Die Coxaldrüsen der Arachnoideen. Arbt. zool. Instit. Wien. Tom IX, Heft 2.

65. (1889) Tarnani, T. — Die Genitalorgane der Thelyphonen. Biolog. Zentralblatt Bd. IX
(Eine gleiche Arbeit in russischer Sprache mit französ. Résumé ist mir nicht zugänglich gewesen.)

66. (1896) Derselbe. — Zur Morphologie des Thelyphonus. Zool. Anz. Bd. XIX, p. 115—116.

67. (1888) Thorell, T. — Pedipalpi e Scorpioni dell' Arcipelago Malese. Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova. 2. Ser. Vol. VI.

68. (1889) Derselbe. — Arachnida Arthrogastri Birmani. Selbige Zeitschrift. Vol. VII.

69. (1843) Tulk. — Upon the anatomy of Phalangium opilio L. Ann. Mag. Nat. Hist.

70. (1889—1894) Vogt, C. und Yung, E. — Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. 2. Band. Arthropoden: Arachniden.

71. (1894) Wagner, J. — Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. Über die Stellung der Acarinen. Die sog. Malpighischen Gefäße und die Atmungsorgane der Arachniden. Jena. Zeitschr. Naturw. 29. Band.

72. (1846) Wasmann. — Beiträge zur Anatomie der Spinnen. Abhandl. a. d. Gebiete d. Naturw. herausgegeb. v. d. naturw. Ver. in Hamburg. 1. Bd.

73. (1886) Weissenborn, B. — Zur Phylogenie der Arachniden. Jena. Zeitschr. Naturw. 20. Band.

74. (1900) Wheeler, M. W. — A singular Arachnid (Koenenia mirabilis Grassi) occurring in Texas. The american Naturalist, Vol. XXXIV, No. 407. November.

75. (1882) Wood-Mason, J. — Scent-glands of the Scorpion spiders (Thelyphonus). Proc. Asiat. Soc. Bengal.

Nachtrag:

76. (1903) Loman, J. C. C. — Vergleichend anatomische Untersuchungen an chilenischen und andern Opilioniden. Zool. Jahrbücher. Supplement VI: Dr. L. Plate, Fauna Chilensis. 3. Bd. Heft 1,.

77. (1903) Schimkewitsch, W. — Über die Entwicklung von Thelyphonus caudatus (L.). Zool. Anz. Bd. XXVI, No. 707,

78. (1903) Bruntz, L. — Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Archives de Biologie. T. XX, fasc. I et II, p. 217—422, pl. VII—IX.

79. (1904) With, C. J. — The Notostigmata, a new suborder of Acari. Vidensk. Medd. fra der Naturh. Toren. i Kjöbenhavn.

80. (1899) Cook, O. F. — Hubbardia, a new genus of Pedipalpi. Proced. Ext. Soc. Washington. Vol. IV. No. 3; pag. 249—261 mit 1 Tafel. Auf diese Arbeit hat mich freundlichst Herr Dr. H. J. Hansen aufmerksam gemacht, sie ist mir aber leider nicht zugänglich gewesen; sie handelt über Schizonotus.

Die in den Tafel- und Textfiguren angewendeten Bezeichnungen.

acc. drüs.	= accessorische Drüsen (des Uterus externus),
„ „ ag.	= Ausführungsgang derselben,
„ „ k	= Zellkerne „ ,
„ „ o	= Außenöffnung „ ,
akl	= Afterklappe,
alfk	= äußere Luftkammer,
amu	= äußere Mundöffnung,
andr (l und r)	= Analdrüse (linke und rechte),
ankl	= Schießklappe der Analdrüsen, wohl = akl,
ans	= eigentliche Afteröffnung,
anst	= Anastomose zwischen dorsalen Wurzelnerven bei *Tarantuliden*,
aoc (in Fig. 7 hza)	= Aorta cephalica,
ap. 93	= apodemartiger Anhang d. Uterus externus,
apd. ant. (1-5)	= vorderes Coxalapodem (d. 2.-6. Extremität),
„ lbr	= labrales Apodem,
„ lst	= untere kielartige Leiste an apd. ant. 1,
„ med.	= medianes (inneres) Coxalapodem,
„ pst. (1 5)	= hinteres Coxalapodem (d. 2.-6. Extremität),
ap. sch.	= Apodem der Chelicerenscheidewand (? = apd. lbr),
ar	= äußere Grenze der Einfassung der Trichobothrien,
arm	= arthrodiale Membran,
bfi	= beweglicher Scherenfinger der Chelicere,
blk	= Blutkörperchen,
blt	= Haufen von Blut(?)zellen bei *Koenenia*,
bsm	= Basalmembran,
bwk	= Zellkern des Bindegewebes,
ca	= ein die beiden ausstülpbaren Ventralsäckchen der *Tarantuliden* verbindender [Kanal,
cdorg	= Caudalorgan,
cdr (1 und 2)	= Coxaldrüse (mittlerer u. hinterer Abschnitt derselben bei *Koenenia*),
„ ag	= Ausführungsgang derselben,
„ e	= Endabschnitt derselben bei *Koenenia* (= cdr 2),
„ k (1 und 2)	= Kerne der Coxaldrüsenzellen (1 und 2 der beiden Abschnitte bei *Koenenia*),
„ n (1 und 2)	= Coxaldrüsennerv (1. und 2. Paar),
„ o	= Öffnung der Coxaldrüse,
ch	= Chitin,
chal	= äußere Chitinschicht, Cuticula,
chfs	= faseriges Chitin,
chil	= innere Chitinlamelle,
ch. sch	= Chelicerenscheidewand,
chn	= Chitinplättchen auf sh bei den *Amblypygi*, der Insertion von Muskel 55 dienend,
chsp. m. ut.	= mittlere (obere) Chitinspange des Uterus externus ♂,
„ ut.	= seitliche (obere) Chitinspange des Uterus externus ♂,
„ v. ut.	= untere (vordere) Chitinplatte des Uterus externus ♂,
„ vl. ut.	= seitlicher Spangenteil der letzteren,
chy	= Chylusdarm,
„ k	= Zellkerne desselben (bei *Koenenia*),
cl	= Hüftleiste (der 2. Extremität),
cly	Clypeus, proximaler Teil des Labrums,
cn	= Rinne auf dem Carapaxumschlag bei [*Trithyreus*,
co	= Coxa, Hüfte,
cohw	= hintere (untere) Wand der Hüfte der 2. Extremität,
comr (in Fig. 32: comz)	= Commissur des Unterschlund- und Hinterleibsganglions,
cond	= Condylus,
cop	= Complementärspangen zwischen Trochanter und Femur der Laufbeine,
covw	= vordere (obere) Wand der Hüfte der 2. Extremität,
crt	= Zone „corticaler Streifung" der Coxal- [drüsenzellen,
cxap	= Coxalapodem,
cxn	= Schnittfläche durch den vwlco der Gnathocoxen von *Thelyphonus*,
cxp	= Coxopodit od. Gnathocoxit (der 2. Extr.),
d. a fe	= depressor femoris accessorius,
d. fe	= depressor femoris,
dh	= ob. Höhlungsraum des Uterus externus ♂,
dhvz	= vorderer Apodemzipfel desselben,
dlt. dors. ant.	= dilatator dorsalis anterior des Vorderdarmes,
„ „ post	= dilatator dorsalis posterior des Vorderdarmes,
„ lat. ant.	= dilatator lateralis anterior des Vorderdarmes,
„ „ post.	= dilatator lateralis posterior des Vorderdarmes,
„ ph. ds.	= dilatator der oberen Pharynxlamelle,
dp	= Deckplättchen der mesosomalen Ventralsäckchen,

dpl. co = bewegliches Plättchen in der dorsalen Wand der letzten Hüfte der *Thelyphonen*,
drk = Drüsenzellkern,
dro = Drüsenöffnung,
drscr = Drüsensekret,
dschl = Dorsalschlauch (des ♂ Samenreservoires),
,, ag (1 u. 2 = Ausführungsgang desselben (1. u. 2. Paar),
,, o (i u. a) = opisthosomaler Teil der Dorsalschläuche (innerer und äußerer Längsstamm),
,, p = prosomaler Teil derselben,
dvm = Dorsoventral(Tergosternal)muskel des Opisthosoma,
dw = Rückenwand der unteren Höhlungsabteilung des Uterus externus,
eir = innerer Rand der Innenöffnung eines Porenkanals (Fig. 41, Taf. IV),
e. pr. = extensor praetarsi,
e. ta (I u. II) = ,, tarsi (I und II),
ext. (1—6) = Extremität (1.—6. Paar),
fe = Femur,
flgl = Flagellum,
f. pati = flexor patellotibiae (= f. tibiae),
f. pr. acc. = flexor praetarsi accessorius,
,, ,, inf. = ,, ,, inferior,
,, ,, sup. = ,, ,, superior,
f. ta (I u. II) = flexor tarsi (I und II),
f. ti = flexor tibiae,
ftz = Fettzellen (des Bindegewebes),
,, k = Kerne derselben,
go = Geschlechtsöffnung (äußere).
goapod.gop(d) = Gonopod (rechter),
goap z = Gonopodenpapille,
,, hk = Gonopodenhaken (der *Tarantulinen*),
,, lt = lateraler, d. h. eigentlicher Gonopod,
,, md = medianer Genitalanhang = Gonapophyse,
grbl = geronnenes Blut,
hkapd = Apodem des Gonopodenhakens,
hw = Hinterwand der äußeren Luftkammer,
hyp = Hypodermis,
,, k = Zellkerne derselben,
hz = Herz,
ilfk = innere Luftkammer,
ipnst (e) = inneres Pneumostom (e = Plural),
ir = innerer Öffnungsrand der Trichobothrien,
kbh = Kolbenhaare an den Endgliedern der 3. Extremität bei den *Amblypygi*,
kl = medianer Kiel des „Umschlages" am Carapax der *Thelyphoniden*,
ks = Flexor-Krallensehne,
ks 1 = Extensor-Krallensehne,
la = Lateralauge,
lbm = zwischen den Gnathocoxen und vor der uphl gelegene zarte Haut bei den *Uropygi*,
lbr = Labrum, Oberlippe,
lbrh = dorsale Haare derselben,
l. fe = levator femoris,
lgp (1—2) = (1. und 2.) Lunge(npaar),
lpf = Kerne der zwischen den Lungenblättern befindlichen Pfeiler,
lphl = laterale Pharynxspange,
m = Muskel,
ma = Medianauge,
mk = Kerne von Muskelzellen,
mll = Muskeln der Lungenblätter,
mpg = Malpighi'sche Gefäße,
msop = opisthosomale Muskelsehne (Textfig. 111),
mspl = Mesopeltidium,
mtpl = Metapeltidium,
n (1—19) = Hauptnerv (1.—19. Paar),
n (2—6) a—e = dorsale Wurzelnerven des 2.—6. Paares,
n (2) cx (1 u. 2) = Gnathocoxitnerv des 2. Paares (bei *Amblypygi* 2 Paar),
ncdr = cdrn,
ng = Nervenganglion,
nla = Nerv der Lateralaugen,
nlbr (1 und 2) = ,, des Labrums (1. u. 2 Paar bei den *Amblypygi*),
nma = ,, der Medianaugen,
nph = ,, des Pharynx,
n (19) q = Querschnitt durch n 19 (Fig. 25, Taf. III),
nsy = sympathischer Nerv (des oslg),
nsy ? = ,, (?) ,, (des uslg),
ntst = Entosternum (Entochondrit),
,, hpl = hintere Platte desselben,
,, k = Zellkerne des Entosternums (Fig. 30, Taf. III),
,, lst = Seitenstamm desselben,
,, qh = hintere Querbrücke desselben,
,, qv = vordere ,, ,,
n (4—6) v = ventrale Wurzelnerven (d. 4.—6. Paares),
n (4—6) x = kleine obere ,, (Fig. 2, Taf. I und Textfig. 32),
n . z = Verzweigungen der Hauptnerven,
o = Eizelle,
„oc" = sogenannte „Ocellen" von *Trithyreus*,
od = Eidotter,
oes = Oesophagus,
oj = jüngere Eier,
ok = Eikern,
opd = opisthosomaler Darm,
,, v = ,, s Darmdivertikel,
,, w = durchschnittene Wandung des letzteren,
opg = Hinterleibsganglion,
ophl = obere Gaumenplatte,
ophl 1 = ,, Spange des Pharynx, hintere Verlängerung von ophl.
opn = Hinterleibsnerven,
opnl = laterale Nerven des Hinterleibes (der vorderen Segmente),
opnw = Wurzel von opn bei den *Thelyphonen*,
ops = Hinterleibssegment,
osgl. ll = seitlicher Lappen des Oberschlundganglions bei *Koenenia*,
,, ml = Mittellappen des Oberschlundganglions bei *Koenenia*,
oslg = Oberschlundganglion,
osp = die die innere ♂ Geschlechtsöffnung bei den *Thelyphonen* umschließende Spange,
ost = Ostiole (des Herzens),
ov = Ovarium resp. Ovarialschlauch,
ovd = Ovidukt,
ovd. anh. = Anhang desselben bei *Tarantula*,

ow = obere (behaaarte) Lamelle der Lungenblätter,
pe = Penis,
ph = Pharynx (Querschnitt),
phd = der uphl und uphl 1 trennende Querwulst der *Uropygi*,
phgr = Pharyngealrinne, vielleicht = pstr,
pk = Porenkanal,
pkh = „ eines Haares (Fig. 25, Taf. III),
pm. fe = promotor femoris,
„ ti = „ tibiae,
pnst (1 und 2) = Pneumostom (1. und 2. Paar),
po = pk (Fig. 51, Taf. V),
pr = Praetarsus,
prpl = Propeltidium,
psd = prosomaler Mitteldarm,
„ v = prosomales Mitteldarmdivertikel,
psmd = „ Mitteldarmrohr,
pstr = Pseudotrachea,
„ f = Pseudotrachealfeld,
pub = Pubescierung,
rc. sem. = Receptaculum seminis,
rc. sem. ag = Ausführungsgang desselben,
„ „ shl = (dorsale) Schließspange desselben,
rct = Rectum,
rm. fe = remotor femoris (= depressor femoris),
rngm = Ringmuskel,
s = Sinnesborste der sogen. Trichobothrien (Fig. 41, Taf. IV),
sbh = Siebhaare der äußeren Mundöffnung der *Uropygi*,
sbl = Vesicula seminalis (Samenblase),
„ o = Öffnung derselben,
„ md = mediane Samenblase (der *Thelyphoniden*),
„ „ o = Öffnung derselben,
„ shl = Schließlappen der seitlichen Samenblasen,
„ w = (durchschnittene) Wandung der seitlichen Samenblasen,
„ ws = Schnittfläche derselben (Fig. 79, Taf. VI),
sh = weichhäutiges Haarfeld auf der Innenseite der Coxa der 2. Extremität,
snz = Neuroepithelialzellen,
spm = Spermatozoen,
srs = Samenreservoir,
„ 1 = Anhangsschlauch desselben b. *Tarantula*,
„ a = äußerer Lobus des Samenreservoires (bei *Thelyphoniden*),
„ ag — Ausführungsgang des Samenreservoires,
„ i = innerer Lobus „ „
„ s = Schnecke des Samenreservoires bei *Mastigoproctus*,
st (I—VI) = Sternum (d. 1.—6. prosomalen Segmentes),
stap = Sternalapodem,
t = Hoden,
ta (I und II) = Tarsus (I u. II), Tarsus I = Metatarsus,
ta + pr = Scheinklaue,
ti = Tibia,
tl = lateraler Hodenschlauch } bei *Damon variegatus*,
tm = medianer „ } bei *Damon variegatus*,
tr = Trochanter,
ubfi = unbeweglicher Finger der Chelicere,
uphl = untere Gaumenplatte,
uphl 1 = untere Spange des Pharynx, hintere Verlängerung der uphl,
urst = Urosternit, d. h. Bauchschiene der Hinterleibsringe,
„ (4) apd = vorderes Apodem des 4. Urosternits,
„ „ „ lt. = seitlicher Teil desselben,
„ hr Hinterrand eines Urosternits,
„ (2) u = „Umschlag“ des 2. Urosternits (Genitaloperculums),
„ vr = Vorderrand eines Urosternits,
urt = Urotergit, d. h. Rückenschiene der Hinterleibsringe,
uslg = Unterschlundganglion,
ut. ext. = Uterus externus,
„ „ d. = dorsale (hintere) Wand desselben,
„ „ d. apd. = Apodembildung in der Rückenwand desselben bei ♀ *Mastigoproctus*,
„ „ dhvr = Vorderrand der dorsalen Höhlung des Uterus externus (♂),
„ „ o = innere Geschlechtsöffnung,
ut. int. = Uterus internus,
„ „ d = dorsale (hintere) Wand desselben,
„ „ i = Sekretinhalt desselben (bei *Koenenia* ♀),
„ „ o = innere Öffnung desselben,
„ „ v = ventrale (vordere) Wand desselben,
utkl = ventraler Kiel des Uterus externus der *Thelyphonen*,
uw = untere (unbehaarte) Lamelle der Lungenblätter,
vd = Vas deferens,
vdo = Mündung desselben,
vh = ventrale (vordere) Höhlung des Ut. ext. bei ♂ *Tarantuliden*,
vnts = Ventralsack (des 3. Segmentes des Opisthosoma),
vwlco = ventrale Verwachsungslinie der Gnathocoxen der *Thelyphonen*,
zcn = Zahnkanal } der Chelicere von *Trithyreus*.
zfd = Zahnreihe } der Chelicere von *Trithyreus*.

Erklärung der Tafelfiguren.

Tafel I.

Nervensystem.

Fig. 1. *Thelyphonus caudatus* (L.). Ober- und Unterschlundganglion und die von diesen abgehenden Nerven; von den Hinterleibsnerven ist nur der proximale Teil zu sehen, desgleichen von den Hauptnerven der 6 prosomalen Extremitätenpaare und von einigen ihrer Wurzelnerven. Ansicht von oben; die Nerven sind mit Ausnahme des hintersten gezeichneten Teiles der Unterschlund- und Hinterleibsganglion-Kommissur (comr), die etwas beiseite gelegt ist, mehr oder weniger genau in situ abgebildet. Vergr. 12 mal.

Fig. 2. Dasselbe von einer *Tarantulide,* der Hauptsache nach von *Tarantula marginemaculata* (C. L. Koch), in unwesentlichen Punkten ergänzt von *Damon medius* (Hbst.) und *Phrynichus reniformis* (L.). Alle Nerven in situ gezeichnet. Wie in Fig. 1 sind auch hier die beiden Augenpaare ma und la angedeutet. Die dorsalen Wurzelnerven sind alle auf der linken Seite ausgezeichnet, auf der rechten jedesmal nur der hintere der zwei durch eine kurze Kommissur (anst 1—5) miteinander verbundenen (n 2a, n 3b, n 4c, n 5c, n 6c), mit Ausnahme von n 2b und n 6e, die ja außerhalb des Bereiches jener Anastomosen liegen; die vorderste derselben (anst 1) ist fraglich und deshalb nicht so deutlich dargestellt. Vergr. 12 mal.

Fig. 3. *Tarantula marginemaculata* (C. L. K.) Unterschlundganglion und die von ihm abgehenden Nerven des 2.—6. Extremitätenpaares mit ihren 3 Paaren ventraler Wurzelnerven (n 4—6 v); mit Ausnahme dieser nur die proximalen Teile der Nerven gezeichnet. Ansicht von der Ventralseite; Vergr. 5 mal.

Prosomales Entoskeletalsystem.

Fig. 4. *Mastigoproctus giganteus* (H. Luc.) ♀. Prosoma, nach Entfernung des Carapax, sämtlicher Weichteile und des Coxolabralapodemes (des 2. Paares), von oben (innen) gesehen. Die Cheliceren sind ebenfalls entfernt und von den übrigen Extremitäten nur die grundwärtigen Glieder gezeichnet; die dorsale Wandung der Hüfte des letzten Beinpaares ist auf der rechten Seite aufgeschnitten und umgelegt, um das dort gelegene bewegliche Skelettstück (dpl. co.) von innen zu zeigen; hinter dem Metasternum ist das Sternit des 1. Hinterleibsringes (urst 1) zu sehen. Vergr. $3\frac{1}{2}$ mal.

Fig. 5. *Damon variegatus* (Perty) ♂. Dasselbe, jedoch ist das vordere Coxalapodem des 1. Beinpaares (apd. ant. 1) nur links entfernt, und das weichhäutige Haarfeld des Coxopodits eingeschnitten, wodurch eine geringe Lageverschiebung der ganzen Coxa gegenüber jener der rechten Seite eingetreten ist. Der Trochanter der 3. Extremität liegt über dem der 4. Die vorderen Coxalapodeme der 3.—6. Extremität (apd. ant. 2—5) sind rechts zum Teil längs den (vorderen) Hüftleisten abgeschnitten, um die Höhlung der Hüften zu zeigen. Von Hinterleibssterniten ist das 1. (urst 1, zweiteilig) und der vordere Teil des 2. (urst 2 vr.) zu sehen. Vergr. $4\frac{1}{3}$ mal.

Tafel II.

Hinterleibsganglion und die angrenzenden Körperteile von Thelyphonus:

Fig. 6. *Mastigoproctus giganteus* (H. Luc.) ♀. Die 6 letzten Hinterleibssegmente, vom Rücken her aufpräpariert, nach Entfernung der Tergite, des Herzens, des Darmtraktus (mit Ausschluß des Rectums), der Geschlechtsorgane und der Mehrzahl der Muskeln. Man sieht von oben her auf das Hinterleibsganglion und die von ihm ausgehenden Nerven, ferner die beiden letzten Dorsoventralmuskelpaare, die großen, asymmetrisch gelagerten Analdrüsen, die Muskeln des Flagellums und des Rectums, und den Basalteil des Schwanzes. Vergr. 7 mal.

Muskelsystem.

Thelyphonus caudatus (L.).

Fig. 7—9 sollen gewissermaßen verschiedene Präparationsstadien darstellen, die man bei der Untersuchung des prosomalen Muskelsystems durchlaufen muß, wobei, um Platz zu sparen, in jeder Figur 2 derartige Stadien gezeichnet worden sind. Der Carapax ist entfernt, von den 5 hinteren Extremitätenpaaren sind nur die grundwärtigen Glieder und vom Hinterleib die ersten beiden Ringe ganz oder teilweise abgebildet. Vergr. etwa $4\frac{1}{2}$ mal.

Fig. 7. Außer dem Carapax ist in der linken Hälfte des Bildes nichts entfernt, nur der hintere Teil des Muskels 4 schräg abgeschnitten, um 7 und 8 sichtbar zu machen; die Medianaugen liegen zwischen den Cheliceren, die Lateralaugen sind nicht gezeichnet; wir sehen den prosomalen Abschnitt des Herzens (hz) und darunter und zwischen den Muskeln die Läppchen der prosomalen Darmdivertikel. Die beiden ersten Urotergite (urt. 1 u. 2) sind in toto dargestellt, und man sieht, wie das vordere (urt. 1) aus mehreren Teilstücken besteht, wie man sie in ähnlicher Form bei allen Thelyphoniden findet. In der rechten Bildhälfte fehlen bereits die Muskeln 2, 3, 9, 21.

Fig. 8. Entfernt worden sind weiter die linke Chelicere und ihre Muskeln, der pro- und opisthosomale Mitteldarm, die rechte Hälfte der beiden ersten Urotergite, das Herz bis auf die gegabelte Aorta cephalica (hza), die rechte Coxaldrüse (cdr) und die Muskeln 1, 4—6, 8, 11, 13—24. Man erkennt deutlich in situ das Oberschlundganglion, das Entosternum und die linke Coxaldrüse. Von den auf der linken Seite gezeichneten Muskeln fehlen rechts Nr. 19, 25, u. 41, abgesehen von 34, der durch 32 rechts verdeckt wird. Ferner sind hinten das 1. Urosternit und der rechte 2. Dorsoventralmuskel (92) zu sehen, vom 1. Paar dieser Muskeln (91) nur die Insertionsstellen auf der Hinterfläche des Entosternums; durch die Foramina entosterni scheinen das Unterschlundganglion und einige von ihm nach hinten abgehende Nerven durch.

Fig. 9. Die rechte Chelicere, die linke Coxaldrüse, das Entosternum, das Oberschlundganglion und die Aorta cephalica, die linke Hälfte der beiden ersten Urotergite und die Muskeln 7, 10, 12, 27—34, 37, 38, 40 sind weiter entfernt worden; man sieht das nun ganz frei gelegte Gnathopodenpaar mit der zwischenliegenden Oberlippe und dem Coxolabralapodem, das Unterschlundganglion und die von ihm ausgehenden Hauptbeinnerven, deren letzter rechts auf einer kurzen Strecke ausgeschnitten worden ist, damit man das apd. med. 4 (der 5. Extremität) erkennen kann. Die auf der Ventralseite des Entosternums ansitzenden Muskeln (48—59) sind mit Ausnahme des letzten auf der rechten Seite der Figur nicht gezeichnet. Die dorsale Wand der Hüfte des letzten Beines ist auf der rechten Seite zurückgeklappt, sodaß der links nicht sichtbare Muskel 67 ganz zu sehen ist. Außerdem erkennt man noch den schmalen, das Zentralnervensystem durchbohrenden Oesophagus (oes).

Tarantula palmata (Hbst.) und *Phrynichus reniformis* (L.).

Fig. 10—12 sind das Gegenstück zu Fig. 7—9, doch ist die Präparation nicht ganz in derselben Weise durchgeführt, was ein Blick auf die fraglichen Figuren zur Genüge besagt.

Fig. 10. *Tarantula palmata* (Hbst.). Außer dem Carapax ist in der linken Bildhälfte nur der Lateralaugenkomplex

rechts sind dagegen die Mehrzahl der Rumpfhüftmuskeln (9, 11, 13—29) und die Rotatoren der Chelicere (2 u. 3) entfernt worden, und man erkennt auf dieser Körperseite deutlich die drei großen, blattartigen vorderen Coxalapodeme der 3 hinteren Beinpaare, wie auch die prosomalen Darmdivertikel (psdv), zwischen deren Wurzeln die Apophysenmuskeln des Entosternums (32 b, 34—37) hervortreten. Die ersten beiden Hinterleibstergite (urt 1, urt 2) zeichnen sich auch hier durch eine eigenartige Gestalt aus, am Vorderrande des ersten liegt das uns schon von den *Thelyphoniden* her bekannte kleine Plättchen, an dem der Muskel No. 95 (cf. Fig. 14) ansitzt. Vergr. 7 mal.

Fig. 11. *Tarantula palmata* (Hbst.). Auch auf der linken Körperseite sind die Rückenhüftmuskeln entfernt worden, ferner die linke Chelicere samt ihren Muskeln (außer 43) und dem Chelicerennerven, die linken Apophysenmuskeln 32 b, 34, 36, die linke Coxaldrüse, der Darmtraktus und die Muskeln 1 a, 1 b, 30 u. 31, auf der rechten Seite die Chelicerenmuskeln 4 u. 5 und außerdem noch die Muskeln 1 b u. 54, von Rückenhüftmuskeln sind nur 6 u. 14 gezeichnet. Man sieht ferner das Oberschlundganglion, hinter ihm die schmalen Bögen der Aorta cephalica und die linke Hälfte der Fläche des Entosternums (ntst), auch sind die Coxalapodeme der 2. und 3. Extremität und der Coxopodit der ersteren (links) gut sichtbar. Vergr. 7 mal.

Fig. 12. *Phrynichus reniformis* (L.) Von Muskeln sind nur noch die Hüftmuskeln, die von den Hüften an die Unterseite des Entosternums ziehenden Muskeln und das ventrale Längsmuskelpaar, welches Pro- und Opisthosoma verbindet, zu sehen. Die vorderen Coxalapodeme liegen ganz frei, die hinteren sind ein wenig hochgestellt gezeichnet worden, damit man die Muskeln 64—66 erkennen kann, die obere (vordere) Hüftwand der 2. Extremität ist links teilweise entfernt worden, wodurch der ventrale Apophysenmuskel des Entosternums (55) freigelegt worden ist. Zwischen den beiden großen Gnathocoxen sieht man die Oberlippe (lbr), darunter den vorderen Teil des labralen Sternums III, dahinter dessen Grundplatte (st. III). Vergr. ca. 7 mal.

Tafel III.

Fig. 13. *Thelyphonus caudatus* (L.) ♂. Der Hinterleib ist der Länge nach seitlich, und zwar durch die Muskeln 119, 149 u. 150 hindurch aufgeschnitten, und Rücken- (rechts) und Bauchschienen (links) sind in der aus der Figur zu ersehenden Weise auseinander gelegt. Die Weichteile sind sämtlich mit Ausnahme der Muskeln, der beiden Lungenpaare, des Uterus internus (ut. int. o) und des Rektums (rct) entfernt worden. Die Dorsoventralmuskeln (91—98) sind genau von ober, resp. unten gesehen, von den ventralen Segmentalmuskeln der Genital- und Lungensegmente sind die oberen (156—159) nur links ausgezeichnet, rechts erkennt man folglich die Rückenwand des Uterus externus (ut. ext. d.) mit seinen Apodemen (dhvz, 93); die vorderen Rückenmuskeln (rechts) sind so dargestellt, daß die linke und rechte Seite sich soweit ergänzen, daß man über die Größe keines jener Muskeln unklar bleibt. Das Gleiche gilt von den Muskeln des sogen. Postabdomens, von denen die 3 dorsalen (109—111) und ventralen (143—145) Längsmuskelpaare über, resp. unter einander gelagert sind; von diesen ist auf der Bauchseite links und auf der Rückenseite rechts jedesmal nur der vorderste (145 u. 109) gezeichnet; Muskel 111 ist nur mit seinen beiden Enden angedeutet, damit No. 110, der über (im Bilde unter) ihm gelegen ist, sichtbar wurde. Der hinterste Teil des Rektums und der Analdrüsen (andr) ist links zurückgeklappt, rechts nur der innere Abschnitt des Rektums mit den beiden Retraktormuskeln (112) dargestellt, beide Male von unten gesehen; bezüglich der normalen Lage des Enddarmes und der Muskeln 152—155 vergleiche man Taf. IV, Fig. 53 u. 54. Vergr. ca. 4½ mal.

Fig. 14. *Tarantula marginemaculata* (C. L. Koch) ♀. Der Figur liegt ein der Figur 13 ganz entsprechendes Präparat zu Grunde. Infolge des Fehlens eines sogen. Postabdomens bei den *Amblypygen* ist sie weit leichter zu verstehen wie jene. Außer dem Uterus internus ist auch noch der sackartige Anhang des Oviduktes (ovd. anh.) gezeichnet; den Uterus externus (ut. ext. d.) bedecken die Segmentalmuskeln jenes Segmentes (144) fast gar nicht, dennoch ist nur links 144 dargestellt, rechts nicht, um den ventralen Muskel 150 aufzudecken. In der rechten Bildhälfte ist links nur der Muskel 54 fehlend, sonst sind beide Körperseiten symmetrisch gezeichnet. Vergr. ca. 7 mal.

Cheliceren, Integument, Hypodermis, Coxaldrüsen und Entosternum.

Fig. 15. *Koenenia mirabilis* (Gr.). Die beiden Scherenglieder der Chelicere, von der Außenseite gesehen. h = ein auf einem kleinen Höcker (Läppchen) in der Nähe der Zahnreihe auf dem unbeweglichen Scherenfinger (ubfi) sitzendes Haar, wie es ähnlich von Koen. wheeleri Rucker durch Hansen beschrieben worden ist; nur einmal beobachtete ich an dieser Stelle 2 Haare. Vergr. 450 mal.

Fig. 16. *Trithyreus cambridgei* (Thor.). Ganze Chelicere (rechte) von innen gesehen. Vergr. 60 mal. Die breiten am Endrande des Grundgliedes inserierenden Haare sind in der Reproduktion nicht richtig dargestellt worden.

Fig. 17. Dasselbe Tier, nur der bewegliche Scherenfinger, ebenfalls von innen gesehen; der Flexor tarsi II, bzw. telotarsi (f. ta II) sitzt an einer kurzen starken Chitinsehne. Vergr. 130 mal.

Fig. 18. Dasselbe Tier, nur 3 Zähne der Zahnreihe des beweglichen Scherenfingers, von innen gesehen; jeder Zahn besitzt eine feine Längsrinne, die bis an seinen Grund zu verfolgen ist (zcn). Vergr. 300 mal.

Fig. 19. *Phrynichus reniformis* (L.). Endteil des letzten Geißelgliedes der 3. Extremität. An seiner Spitze sieht man ein zweispitziges Haar (x) und einen kleinen Zapfen (pr.?), den vermutlichen Rest des Praetarsus. Vergr. 300 mal.

Fig. 20. *Tarantula marginemaculata* (C. L. K.). Schnitt durch das Pseudotrachealfeld und die Pseudotrachea (Coxa der 2. Extremität). Der Schnitt ist in der Richtung der Pubeszenshaare annähernd genau geführt worden. Vergr. 200 mal.

Fig. 21. *Koenenia mirabilis* (Grassi). a—d, Sternum II + III mit verschiedenartiger Beborstung (die feine Pubeszierung ist nicht gezeichnet). Vergr. 250 mal.

Fig. 22. *Trithyreus cambridgei* (Thor.). Teil des „Umschlages" des Carapax (Propeltidium) mit dem Stirndorn und dem Kanal (cn) (cf. pg. 11). Vergr. 650 mal.

Fig. 23. *Koenenia mirabilis* (Gr.). a) Drei große Glieder des Flagellums in normaler Lage, der Länge nach durchgeschnitten und von innen gesehen: a = schmaler Ring mit nackten, anliegenden Borsten; b = längliches großes Glied mit gewimperten, abstehenden Borsten (ohne darauf folgenden Ring a); c = glockenförmiges großes Glied (wie b aber mit folgendem Ring a); d = Verbindungshaut von b und c; e = Verbindungshaut von c und a; f = Verbindungshaut von a und b; x = ungleich abgesetzter Basalteil der Glieder b. b) Ein Glied c und 2 angrenzende Glieder b (nicht ausgezeichnet) mit einem zwischenliegenden Ring a in kontrahiertem Lagezustand. Vergr. 450 mal.

Fig. 24. *Thelyphonus caudatus* (L.). Eine Hautpore, von außen gesehen. Vergr. 800 mal.

Fig. 25. *Hypoctonus rangunensis* (Oates). Querschnitt durch ein Geißelglied, der die verschiedenen Chitinschichten (chal, chil), Porenkanäle (pk, pkh) und die Hypodermis (hpd) zeigen soll. Im Innern sieht man die beiden quergeschnittenen Nerven 19 (n 19 g) und geronnenes Blut (grbl.)

Fig. 26. *Trithyreus cambridgei* (Thor.). Schnitt durch einen sogen. „Ocellus". Einige in der Nähe gelegene Muskelfasern (m) und Bindegewebskerne (bwk) sind mitgezeichnet. Vergr. 250 mal.

Fig 27. *Hypoctonus rangunensis* (Oates). Schnitt durch das Caudalorgan eines Geißelgliedes und angrenzende Partien. Der Schnitt ist der Länge nach durch das Organ und das Schwanzglied geführt. Innen grenzt an die Hypodermis auch hier geronnenes Blut mit Blutkernen (grbl u. blk). Vergr. 250 mal.

Fig. 28. *Tarantuta marginemaculata* (C. L. K.). Schnitt durch die intakte Wandung einer Coxaldrüse; crt ist die sogen. Corticalschicht, die auch bei anderen Arachniden beobachtet wird. Vergr. 450 mal.

Fig. 29. *Koenenia mirabilis* (Gr.). a) Querschnitt durch den Ausführungsgang der Coxaldrüse; b) Längsschnitt durch den mittleren und hinteren Abschnitt derselben, der einmal die Verschiedenartigkeit der Zellelemente beider Abschnitte, dann aber auch ihre vollkommene Continuität zeigen soll; c) Querschnitt durch die Übergangsstelle beider Abschnitte der Coxaldrüse, je 1 ganze Zelle gehört dem einen wie dem anderen an, eine angeschnittene Zelle dem mittleren (neben cdr 1); d) Querschnitt durch den hinteren Abschnitt der Coxaldrüse. Vergr. 850 mal.

Fig. 30. *Koenenia mirabilis* (Gr.). Querschnitt durch die Endplatte des Entosternums. Man erkennt in ihrem Innern die auch bei andern Arachniden vorkommenden, von Schimkewitsch bei anderen Arachniden entdeckten, dunkel färbbaren Kerne (ntstk), die vermutlich aus Muskeln hervorgegangene Masse des Entosternums (nw) und abgehende Muskelfasern. Vergr. 1500 mal.

Tafel IV.

Ventralsäcke, Analdrüse und Atmungsorgane.

Fig. 31. *Damon medius* (Hbst.) ♀. 2.—4. Hinterleibssegment von der Bauchseite gesehen; in der Mitte des 3. Urosternits (urst 3) sieht man die beiden Deckplättchen der Ventralsäcke (dp). Vergr. ca. 4 mal.

Fig. 32. *Phrynichus reniformis* (L.) ♀. Dasselbe, aber die Ventralsäcke (vnts) sind ausgestülpt. Vergr. ca. 7 mal.

Fig. 33. *Phrynichus reniformis* (L.) ♀. Schnitt durch die Wandung eines ausgestülpten Ventralsackes; das Innere ist mit geronnenem Blut ausgefüllt. Vergr. ca. 300 mal.

Fig. 34. *Phrynichus reniformis* (L.) ♂. Ganzes Tier mit abgeschnittenen Metapoditgliedern der 3.—6. Extremität, sichtbar sind die ganz ausgestülpten Ventralsäcke. Vergr. 2 mal. Nach einer Photographie.

Fig. 35. Schnitt durch beide Ventralsäcke desselben Tieres; getroffen sind zahlreiche Fasern des Retraktormuskels der Säcke, die ganz mit Blut erfüllt sind. Vergr. ca. 25 mal. Nach einer Photographie.

Fig. 36. *Thelyphonus klugi* (Krpln.) ♀. Schnitte durch die ungefaltete (36 a) und gefaltete (36 b) Wandung der Analdrüse. Vergr. ca. 250 mal.

Fig. 37. *Thelyphonus klugi* (Krpln.) ♂. Schnitt durch das an die äußere Luftkammer grenzende Ende zweier Lungenblätter. Vergr. 250 mal.

Fig. 38. *Tarantula palmata* (Hbst.) ♂. Dasselbe wie in Fig. 37, nur anders orientiert. Vergr. 300 mal.

Fig. 39. *Mastigoproctus proscorpio* (Latr.) ♂. Teil einer oberen Lamelle eines Lungenblattes aus der Nähe der äußeren Luftkammer, Aufsichtsbild, zur Verdeutlichung der auf jener Lamelle stehenden, vielfach miteinander verbundenen Haarbildungen. Vergr. 500 mal.

Fig. 40. *Thelyphonus klugi* (Krpln.) ♂. Einzelnes, bäumchenartiges Papillenhaar von der unteren (vorderen) Fläche des Pneumostoms (cf. Schema Textfig. 52). Die aus zahlreichen Lamellen bestehende innere Chitinschicht (chil) ist nur angedeutet, sie ist dicker als das Haar hoch. Vergr. ca. 1000 mal.

Sinneshaare der 3. Extremität (Bothriotrichen).

Fig. 41 a. *Thelyphonus caudatus* (L.). Sinneshaare vom Basitarsus dieses Beinpaares. Dicht über seiner Basis zeigt das völlig nackte Haar (s) 3 ringförmige Wülste, seine Basis liegt in einer Grube (der Trichobothrie), deren Öffnung durch „ir" markiert ist. Das äußere Integument ist durch den Ring ar vom übrigen rings um sie herum abgesetzt; die Höhlung des innerhalb der (äußeren) Trichobothrie gelegenen Porenkanales (pk) öffnet sich durch die „eir" bezeichnete Linie nach innen. Vergr. ca. 150 mal.

Fig. 41 b. *Trithyreus cambridgei* (Thor.). Dasselbe, nur ist das Sinneshaar (s) an seinem Grundteil äußerst zart bewimpert und unmittelbar an der Basis des Haares findet sich nur ein Ringwulst; die (äußere) Trichobothrie ist geräumiger als der (innere) Porenkanal. Vergr. 300 mal.

Fig. 41 c. *Koenenia mirabilis* (Gr.). Dasselbe; das Sinneshaar ist mit 4 Reihen kräftiger Wimperchen längs seiner ganzen Ausdehnung besetzt, die Trichobothrie ist noch größer als der Porenkanal, was mit der Zartheit des Integumentes zusammenhängt. Vergr. 1000 mal.

Fig. 41 d. *Charinus seychellarum* Krpln. Dasselbe, Sinneshaar vom Basitarsus der 5. Extremität; es ist nackt, die Trichobothrie grenzt vermittels eines Kranzes blattartiger Integumentverzierungen an das beschuppte Integument der Umgebung. Der Porenkanal ist viel kleiner als die Trichobothrie. Vergr. 200 mal.

Darmsystem.

Mundbildung.

Fig. 42. *Koenenia mirabilis* (Gr.). Vorderer Teil des Prosoma; der Carapax (Propeltidium), das Grundglied der linken Chelicere und 2. Extremität, sowie die Telopoditglieder der gezeichneten Extremitäten und alle Weichteile sind entfernt. Man sieht vorn die Reste der Chelicerenscheidewand, das Labrum (lbr), das labiale Prosternum (st. I), die beiden labralen Apodemhöcker (apd. lbr.), den Pharynx (ph.) und Oesophagus (oes.). Vergr. 250 mal.

Fig. 43. *Koenenia mirabilis* (Gr.). „Rostrum", vom Körper abgetrennt und von innen gesehen; unter der sichtbaren oberen Gaumenplatte (ophl) liegt die nicht gezeichnete untere; die ventrale Spange des 4 kantigen Pharynx ist durch punktierte Linien angedeutet. Vergr. dieselbe.

Fig. 44. *Trithyreus cambridgei* (Thor.). Dasselbe wie in Fig. 46, jedoch unverletzt und ohne die Pharynxmuskeln. Vergr. 65 mal.

Fig. 45. *Thelyphonus caudatus* (L.). Dasselbe, nur ist die dorsale Wand des Labrums und seines Apodemes, wie auch das vordere Coxalapodem der rechten Seite entfernt, um die obere Gaumenplatte und den coactor coxarum der 2. Extremität (69) sichtbar zu machen. Vergr. 10 mal.

Fig. 46. *Tarantula palmata* (Hbst.). Die Gnathocoxen (2. Extremität), Oberlippe (lbr) und der Vorderdarm mit seinen Muskeln; von oben gesehen. Vergr. 7 mal.

Fig. 47. *Thelyphonus caudatus* (L.). Vorderster Teil des Prosoma, etwa in der Mediane sagittal aufgeschnitten und von innen gesehen, nach Entfernung aller Weichteile. Das Labrum (lbr) ist links angeschnitten, das labiale Deutosternum (st. II) ist durchgeschnitten, ebenso das Sternum III + IV. Die äußere Mundhöhle ist bis zur inneren Mundöffnung (phd) angeschnitten; man sieht die obere Gaumenplatte (ophl) von unten, die untere (uphl) ebenfalls. Vergr. 8 mal.

Fig. 48. *Phrynichus bacillifer* (Gerst.). Dasselbe, doch sind das Labrum (lbr) und der labiale Teil des Tritosternums (st. III) intakt geblieben. Vergr. 5 mal.

Tafel V.

Fig. 49. *Mastigoproctus giganteus* (H. Luc.) ♀. Mundkomplex längs der Linie z aus den Gnathocoxen (cxp) herausgeschnitten, Ansicht von der Ventralseite; man sieht die links z. T. entfernte untere Gaumenplatte (uphl), darunter die obere, ferner den eigentlichen Pharynx, dessen untere Spange (uphl 1) durch einen Querdamm, welcher die Stelle der inneren Mundöffnung bezeichnet (phd), von der unteren Gaumenplatte getrennt ist. Vergr. 7 mal.

Fig. 50. Dasselbe in der Seitenansicht. arm 1 ist ein Teil der arthrodialen Membran zwischen Coxa und Trochanter der 2. Extremität, über der schraffierten Linie z erkennt man noch einen Teil des Labrums (lbr und cly). Vergr. dieselbe.

Fig. 51. *Trithyreus cambridgei* (Thor.) Äußere Mundhöhle und Pharynx in der der Fig. 49 entsprechenden Präparation; po sind 2 große Porenkanäle dicht vor der inneren Mundöffnung (phd). Vergr. 140 mal.

Afterbildung bei Thelyphonus.

Fig. 52. *Thelyphonus caudatus* (L.). Aftersegment etwas schräg von hinten gesehen, der After in der Aufsicht; vom Flagellum ist nur das Grundstück des Basalgliedes erhalten. Vergr. 10 mal.

Fig. 53. *Thelyphonus caudatus* (L.). Die letzten 3 Körpersegmente der Länge nach (sagittal) aufgeschnitten, Innenansicht. Man erkennt das ausstülpbare Rectum (rct), Schwanzmuskeln und -nerven der linken Körperseite, und den Endabschnitt der Analdrüse.

Fig. 54. *Thelyphonus caudatus* (L.). Dasselbe Präparat nach Entfernung des Rectums, des einen Nerven des Flagellums und der Muskeln 151 und 154; man erblickt u. a. die Muskeln der Schließklappen der Analdrüse (152, 155). Vergr. dieselbe.

Chylusdarm.

Fig. 55. *Koenenia mirabilis* (Gr.). Schnitt durch ein Mitteldarm-Divertikel des Hinterleibes. Vergr. 850 mal.

Genitalsystem.

Weibliche Geschlechtsausführungsgänge der Uropygen und Amblypygen.

Fig. 56. *Mastigoproctus giganteus* (H. Luc.) ♀. 2.—4. Urosternit von der Bauchseite gesehen, die Genitalöffnung ist soweit wie möglich geöffnet, folglich das Genitaloperculum (urst 2) nur in seiner hinteren Hälfte sichtbar. Vergr. $4^3/_4$ mal.

Fig. 57. *Mastigoproctus giganteus* (H. Luc.) ♀. Die 4 vordersten Hinterleibsringe nach Entfernung der Tergite, des Darmtraktus, der Ovarien und Ovidukte und der Nerven, von oben gesehen. Die Muskeln 156—159 sind nur links gezeichnet, 157 und 159 rechts nur mit ihrem hinteren Ende. Die mittlere Partie der Muskeln 158 und 159 ist in der Reproduktion schief ausgefallen. Vergr. $4^3/_4$ mal.

Fig. 58. *Mastig. giganteus* (H. Luc.) ♀. Dasselbe Präparat nach weiterer Entfernung der Muskeln mit Ausnahme der Lungenmuskeln und einiger anderer kleiner, der Lungenblätter mit Ausnahme derjenigen der rechten ersten Lunge (lgp1), und des erweiterten Endteiles der Ovidukte. Der Lungenmuskel 171 ist nur rechts gezeichnet. An dem hinteren Lungenpaar (alfk 2) erkennt man am Vorderrande die Ansatzstellen der Lungenblätter an den kleinen parallelen Strichen. Vergr. $4^3/_4$ mal.

Fig. 59. *Thelyphonus caudatus* (L.) ♀. Das der Fig. 57 entsprechende Präparat, nur sind die Muskeln etwas anders verteilt und die Ovidukte dicht am Uterus internus (ut. int.) abgeschnitten worden. Vergr. 7 mal.

Fig. 60. *Thelyphonus caudatus* (L.) ♀. Dasselbe Präparat, entsprechend der Fig. 58, doch ist außer den meisten Muskeln auch der ganze Uterus internus und von den Lungenapodemen links der vordere Zipfel weggeschnitten worden, um die Höhlung der äußeren Luftkammer anzudeuten. Vergr. dieselbe.

Fig. 61. *Mastigoproctus giganteus* (H. Luc.) ♀. Ventrale (vordere) Wand des Uterus externus, Receptacula seminis (rc. sem.) und ein Teil der inneren Pneumostome (ipnste 1); längs der doppelt conturierten Linie ist die dorsale Wand des Uterus abgetrennt worden; vom Uterus internus ist nur noch ein schmaler Lappen (ut. int. v.) erhalten. Vergr. 7 mal.

Fig. 62. *Trithyreus cambridgei* (Thor.) ♀. Das 2. und 3. Urosternit von der Unterseite gesehen, mit durchscheinend gezeichnetem Uterus externus, den Receptaculis seminis, Gonopoden und Uterus internus; außerdem sieht man die beiden Pneumostome (pnst). Vergr. 65 mal.

Fig. 63. *Charon grayi* (Gerv.) ♀. Das Präparat entspricht dem der Fig. 59, doch sind die Segmentmuskeln des 2. Hinterleibssegmentes (144, Fig. 14) ganz, jene No. 145—148 nur auf der linken Seite entfernt worden; dadurch ist der Retraktor der Ventralsäckchen auf derselben Seite (154) sichtbar geworden; die Reste des 1. Urosternits sind nicht gezeichnet. Vergr. 7 mal.

Fig. 64. *Tarantula palmata* (Hbst.) ♀. Das Präparat entspricht im wesentlichen dem der Figuren 58 und 60. Die Lungen sind intakt gelassen, die Rückenwand des Uterus internus ist entfernt; durch die des Uterus externus sieht man die Coconhalter durchscheinen. Vergr. 7 mal.

Fig. 65. *Tarantula marginemaculata* (C. L. K.) ♀. Das Genitaloperculum nach Abtrennung vom Rumpfe von innen (oben) gesehen; mit ihm verbunden sind noch das 1. Lungenpaar (lgp 1), dessen äußerer Luftkammer die hintere Wand jedoch fehlt, die ventrale Wand des Uterus externus mit dem Gonopodenpaar (goapd), dessen Haltehaken (goaphk) durch eine zarte Haut (y) mit dem festen Grundteil verbunden sind; die mit 152 und 150 bezeichneten Stellen geben die ventralen Insertionspunkte der entsprechenden Muskeln an. Vergr. 8 mal.

Fig. 66. *Tarantula marginemaculata* (C. L. K.) .. Hinterrand des Genitaloperculums nach umgeschlagenem Coconhalter, zur Illustration der Muskeln der Haltehaken desselben (156, 157) [vergl. auch Textfigur 57]. Vergr. dieselbe.

3 Coconhalter von Amblypygen ♀.

Fig. 67. *Damon medius* (Hbst.) ♀. a) der Coconhalter eines jungen Tieres, b) der eines erwachsenen; in a) ist der Hinterrand des Genitaloperculums mitgezeichnet. ch bedeutet in b die vordere stärker chitinisierte Wandung der Coconhalterhälften. Vergr. in a = 50 mal, in b = 20 mal.

Fig. 68. *Charon grayi* (Gerv.) ♀. Dasselbe wie in Fig. 67 a. goapz ist offenbar dem Haltehaken der Tarantulinen (cf. Fig 65) gleichwertig. Vergr. 20 mal.

Zur Histologie der ♀ Genitalorgane von Koenenia mirabilis.

Fig. 69. Medianer Sagittalschnitt durch den Uterus externus und internus nebst den angrenzenden Organen, von denen vor allem das Hinterleibsganglion (opg) zu nennen ist. Der vordere Gonopod ist nicht gezeichnet; ut. ext. f. ist eine Falte in der dorsalen Wand des Uterus externus, welche dem Receptaculum seminis der *Koenenia wheeleri* Rucker entspricht. Ein großer Teil des an den äußeren Geschlechtshof grenzenden Raumes ist von den accessorischen Drüsen(zellen) (acc. drüs. k.) eingenommen, an die rechts oben 2 Fettzellen des Bindegewebes grenzen (ftz). Vergr. 850 mal.

Fig 70. Längsschnitt durch das Ovarium, den Ovarialschlauch (ov), Ovidukt (ovd) und Uterus internus (ut. int.). An der Unterseite des Ovarialschlauches sitzen jüngere, ältere und fast reife Eier, die in dem verschiedenen Alter bei Haematoxylin-Färbungen das aus der Figur zu ersehende verschiedene Aussehen gewähren. Vergr. 450 mal.

Fig. 71. Querschnitt durch das Ovarium; der Ovarialschlauch (ov) ist unpaar, von den Eikernen sind einige nur angeschnitten. Vergr. dieselbe.

Fig. 72. Längsschnitt durch den dorsalen Teil der rechten accessorischen Drüse; getroffen sind 3 Ausführungskanälchen derselben (acc. drüs. ag. und o). Vergr. 850 mal.

Fig. 73. Schnitt durch einen Bindegewebs-Fettzellenkomplex des Prosoma, zum Vergleich mit den Zellen der accessorischen Drüsen des Uterus externus gezeichnet (cf. Fig. 69, 72). Vergr. 850 mal.

Tafel VI.

Männliche Geschlechtsorgane der Thelyphonen.

Fig. 74. *Thelyphonus caudatus* (L.) ♂. Nur das 2. und 3. Urosternit, vom 2. nur der Hinterrand, sichtbar, da der äußere Geschlechtshof möglichst weit geöffnet und deshalb das Genitaloperculum umgelegt worden ist. x bezeichnet die Stelle, von welcher aus man unter dem weichhäutigen Lappen (f. md.) des chsp. m. ut. hindurch zu der inneren Geschlechtsöffnung gelangt. Die Figur ist nach der entgegengesetzten Richtung orientiert wie Fig. 56. Vergr. 5 mal.

Fig. 75. *Mastigoproctus proscorpio* (Latr.) ♂. Dasselbe. 93 bedeutet, wie in Fig. 74, das „Muskelstigma“ des 3. Dorsoventralmuskels. Vergr. 7 mal.

Fig. 76. *Thelyphonus caudatus* (L.) ♂. Ein den Fig. 57 und 59 entsprechendes Präparat, jedoch nach Entfernung der meisten Muskeln und der 4 Lungen, von denen nur die äußern Luftkammern geblieben sind. Von den Hoden (t) ist nur links ein kleines Stück, auf derselben Seite auch das entsprechende Vas deferens und das Samenreservoir (srs) mit den Ausführungsgängen der Dorsalschläuche (dschlag 1 und 2) erhalten, während rechts diese Organe entfernt sind, wodurch die Samenblasen und der Uterus externus frei geworden

sind; durch die Rückendecke des letzteren scheinen die Chitinspangen der Gonopoden durch (chsp. ut.). Weiterer Angaben überhebt mich die Figur. Vergr. 7 mal.

Fig. 77. *Thelyphonus caudatus* (L.). Dasselbe Präparat nach weiterer Entfernung des 3. und 4. Urosternits, der äußeren Luftkammern, des linken Hodenrestes und Samenreservoirs, des innersten Teiles der linken Samenblase (sbl) und der dorsalen (hinteren) Decke des Uterus externus. Links ist auch der rechts gezeichnete seitliche Teil der über den Samenblasen gelegenen ventralen Wandung des Uterus externus (ext. ut. v.) weggeschnitten, um den unter derselben liegenden Muskel 164 sichtbar zu machen. x bezeichnet hier dieselbe Stelle wie in Fig. 74, 75. Der Vorderrand der oberen Abteilung des Uterus externus ist durch die Bezeichnung ut. ext. dhvr. markiert. Vergr. dieselbe.

Fig. 78. *Thelyphonus caudatus* (L.). Dasselbe Präparat, doch sind noch der ganze Uterus internus und die obere Wandung der rechten, der größte Teil der linken Samenblase samt ihren oberen Schließlappen (sbl.) und den diesen zur Versteifung dienenden Chitinspangen (chsp. ut., chsp. m. ut.) entfernt worden; von der oberen Wand der seitlichen Samenblasen ist nur ein schmaler, an deren Öffnung (sbl. o) gelegener Streifen stehengeblieben. Dadurch ist die Muskulatur der Ventralseite des Genitalsegmentes und die mittlere kleine Samenblase (sbl. md.), deren Öffnung dicht hinter der inneren Geschlechtsöffnung liegt, sichtbar gemacht. Die durchschnittene Wandung der Samenblasen ist (wie auch in Fig. 77) punktiert gezeichnet. Der „Umschlag" des Genitaloperculums ist an den Außenseiten (links und rechts) umgeschlagen worden zwecks Sichtbarmachung des Muskels 167 a. Vergr. dieselbe.

Fig. 79. *Thelyphonus caudatus* (L.). Der mittlere hintere Teil desselben Präparates; vom Umschlag des Genitaloperculums (urst 2 u) ist nur ein kleiner Teil zu sehen, ebenso von der ventralen Wand der seitlichen Samenblasen. Die Rückenwand der unteren Abteilung des Uterus externus (dw) ist zurückgeschlagen und die dazu nötige Schnittfläche (sblws) durch Punktierung kenntlich gemacht; sichtbar geworden ist dadurch die ganze ventrale Wandung des Uterus externus, mit seinem medianen Kiel (utkl), der Öffnung der medianen, unpaaren Samenblase (sbl. md. o) und der durch einen Chitinring (osp) versteiften inneren Geschlechtsöffnung (ut. ext. o). Die mit 2 seitlichen Spangen (chsp. vl. ut.) versehene Chitinplatte im hinteren Teile der Bauchwand des Uterus externus ist vom eigentlichen Genitaloperculum durch eine weiche Haut getrennt (cf. Fig. 74, 75, 81). Vergr. dieselbe.

Fig. 80. *Thelyphonus caudatus* (L.). Junges Tier. Das Präparat entspricht ziemlich genau dem der Fig. 76, nur ist der Vorderrand des 5. Urosternites nicht zu sehen, und das Samenreservoir und der Endteil des Vas deferens sind auch auf der rechten Seite erhalten geblieben. Die Dorsalschläuche (dschl p und o) sind noch ganz kurz, unverzweigt und unverbunden, das vordere Paar wächst in das Prosoma hinein, das hintere bildet die in Fig. 82 dargestellten beiden Netze. Vergr. 10 mal.

Fig. 81. *Thelyphonus caudatus* (L.) Junges Tier. Dasselbe Präparat nach Entfernung der in Fig. 80 gezeichneten beiden Lungenpaare, der Rückendecke des Uterus externus, des linken Hodenrestes, des 1, 3. und 4. Urosternits; vom Genitaloperculum ist nur ein Bruchstück dargestellt, etwas mehr als in Fig. 79. Man erkennt die verschiedenen Teile der Geschlechtsausführungsgänge der erwachsenen Tiere leicht wieder, wenn sie auch in ihrer Gestalt noch mehr oder weniger abweichen. Vergr. dieselbe.

Fig. 82. *Mastigoproctus proscorpio* (Latr.) ♂. Die Geschlechtsorgane in ihrer normalen Lage, vom Rücken aus gesehen. Zur leichteren Orientierung sind die Körperumrisse und die 8 Dorsoventralmuskelpaare (dvm 1—8) eingezeichnet, von der linken Samenblase ist das hintere blinde Ende entfernt worden, Uterus internus und externus sind nur undeutlich unter dem Netz der Dorsalschläuche (dschl), dem Vas deferens (vd) und dem Samenreservoir (srsi und a) zu erkennen. Vergr. 4 1/2 mal.

Fig. 83. *Mastigoproctus proscorpio* (Latr.). Das rechte Samenreservoir von der Unterseite gesehen. Man sieht außer den in Fig. 82 bereits dargestellten Teilen das schneckenhausartig aufgerollte hintere blinde Ende desselben (srss). Vergr. 5 mal.

Fig. 84. *Tetrabalius seticauda* (Dol.) ♂. Rechtes Samenreservoir, die Ausführungsgänge der Dorsalschläuche (dschl. ag), Vas deferens (vd) und vorderes Hodenende (t) derselben Seite von oben gesehen. Vergr. 5 mal.

Männliche Geschlechtsorgane der Amblypygen.

Fig. 85. *Tarantula palmata* (Hbst.) ♂. 2.—4. Urosternit von unten (außen) gesehen; die Gonopoden („Penis") sind ausgestülpt. [Die Behaarung des Integumentes ist hier, wie auch in der folgenden und einer Reihe anderer Figuren nicht gezeichnet.] Vergr. 7 mal.

Fig. 86. *Charinus seychellarum* Krpln ♂. Dasselbe wie in Fig. 85. Das 2. Urosternit ist hochgeklappt und deshalb so klein erscheinend. Vergr. 10 mal.

Fig. 87. *Tarantula marginemaculata* (C. L. K.) ♂. Der Hinterleib ist an den Seiten geöffnet, und die 11 vorderen Tergite und sämtliche Weichteile mit Ausnahme der Geschlechtsorgane und der 4 hinteren Dorsoventralmuskelpaare sind entfernt worden. Die beiden Hoden (t), welche normalerweise über den hinteren Schläuchen des Samenreservoires (srsl) gelegen sind, sind zur Seite gelegt; zwischen den Läppchen des Samenreservoires (srs) sieht man in der Mitte einen Teil der Rückendecke des Uterus externus (ut. ext. d.). Vergr. 5 1/2 mal.

Fig. 88. *Damon variegatus* (Perty) ♂. Dasselbe, nur sind nicht die Körperumrisse, sondern das 2.—8. Dorsoventralmuskelpaar zur Orientierung eingezeichnet. Die beiden ursprünglichen Hodenschläuche (tl) sind hinten miteinander verbunden, mitten zwischen ihnen liegt ein mittlerer blinder Schlauch (tm), der mit jenen in Verbindung steht, und die Vasa deferentia (vd) sind eigentlich nicht als solche gekennzeichnet. Vergr. 5 mal.

Fig. 89. *Damon variegatus* (Perty). Dasselbe Präparat nach Entfernung der Hoden und des rechten Samenreservoires, gezeichnet sind außerdem die gesamten von oben sichtbaren Muskeln des 2.—4. Segmentes [ähnlich wie in Fig. 57 und 63] und die (entsprechenden) 5 vorderen Urosternite. Vergr. 5 mal.

Fig. 90. *Tarantula marginemaculata* (C. L. K.) ♂. Die 4 vorderen Urosternite mit dem Uterus externus, den äußeren Luftkammern (alfk 1 und 2) und den Ausführungsgängen der Samenreservoire + Samenleiter (ut. int. o), von innen, resp. oben gesehen. Durch die Rückendecke des Uterus externus (ut. ext. d.) scheinen die beiden Versteifungsspangen der großen Gonopoden (chsp. ut.) durch; außerdem sind die Muskeln 84, 85, 87 und 114 gezeichnet. Vergr. 7 mal.

Fig. 91. *Damon variegatus* (Perty) ♂. Ein der Fig. 90 entsprechendes Präparat, doch ist vom Uterus externus nur der hinterste Teil der dorsalen Wand (ut. ext. d.) geblieben und von Muskeln sind mehrere gezeichnet, die dem Präparat der Fig. 90 bereits fehlen. Von ihnen sind die beiden Retraktoren der Ventralsäckchen (154, 154 a) besonders interessant. Vergr. 7 mal.

Fig. 92. *Tarantula marginemaculata* (C. L. K.) ♂. Das Präparat entspricht im wesentlichen dem der Figur 95 (Taf. VII), nur ist von der dorsalen Wand des Uterus externus, in der die Gonopoden noch eingehüllt liegen, etwas mehr erhalten. Vergr. 5 mal.

Fig. 93. *Charinus seychellarum* Krpln. ♂. Das Präparat entspricht dem der Fig. 87; die Dorsoventralmuskeln und Segmentgrenzen sind nicht gezeichnet. Vergr. 7 mal.

Fig. 94. *Charinus seychellarum* Krpln. ♂. Samenreservoir, Uterus internus und externus (Gonopoden) von unten gesehen; die Samenreservoire sind ein wenig zur Seite gelegt. Vergr. dieselbe.

Tafel VII.

Fig. 95 a *Tarantula fuscimana* (C. L. K.) ♂. Die Gonopoden und angrenzende Körperteile von innen (oben) gesehen. Die Rückenwand des Uterus externus (ut. ext. d.) ist nur vorn in einem schmalen Streifen erhalten, vr ist der Vorderrand der dorsalen Abteilung des Uterus externus und pe der muskulöse innere Teil des „Penis", der gerade bei der Häutung des Tieres aus dem alten Chitingerüst der Gonopoden herausgezogen zu werden im Begriff war; ut. ext. v. bezeichnet die ventrale Wand der unteren Abteilung des Uterus externus, die nach vorn zu schließlich zum Uterus internus und von dort zu den Mündungen der Samenreservoire führt. Vergr. 7 mal.

Fig. 95b. Dasselbe Präparat nach Abzug des alten Chitinpanzers. Von der neuen Chitinhaut mit ihren mannigfachen Differenzierungen ist noch fast nichts ausgeschieden worden, auch die innere (untere) Höhlung des Uterus externus, deren Verständnis sonst durch die verschiedenartigste sekundäre Faltenbildung sehr erschwert wird, ist an diesem Präparat sehr einfach, was aber in der Figur nicht zum Ausdruck gebracht werden konnte. Vergr. dieselbe.

Zur Histologie der Genitalorgane der Thelyphonen.

Fig. 96. *Thelyphonus klugi* Kipln. ♀. Schnitt durch einen kleinen Teil der dorsalen Wandung des Uterus externus, zur Demonstration der Integumentaldrüsen (= accessorische Drüsen von Koenenia), der Hypodermis und der Muskularisschicht (m 1) desselben. Der Schnitt ist ziemlich dick, und die zahlreichen gezeichneten Zellkerne liegen nur z. T. in der gleichen Ebene. Vergr. 270 mal.

Fig. 97. *Mastigoproctus giganteus* (H. Luc.) ♀. Öffnungen der Integumentaldrüsen des Uterus externus, a—e im Aufsichtsbilde, f—g im Längsschnitt; h Öffnungskomplex von innen gesehen, zur Veranschaulichung der die Einzelöffnungen trennenden Leisten (chl). Vergr. ca. 500 mal.

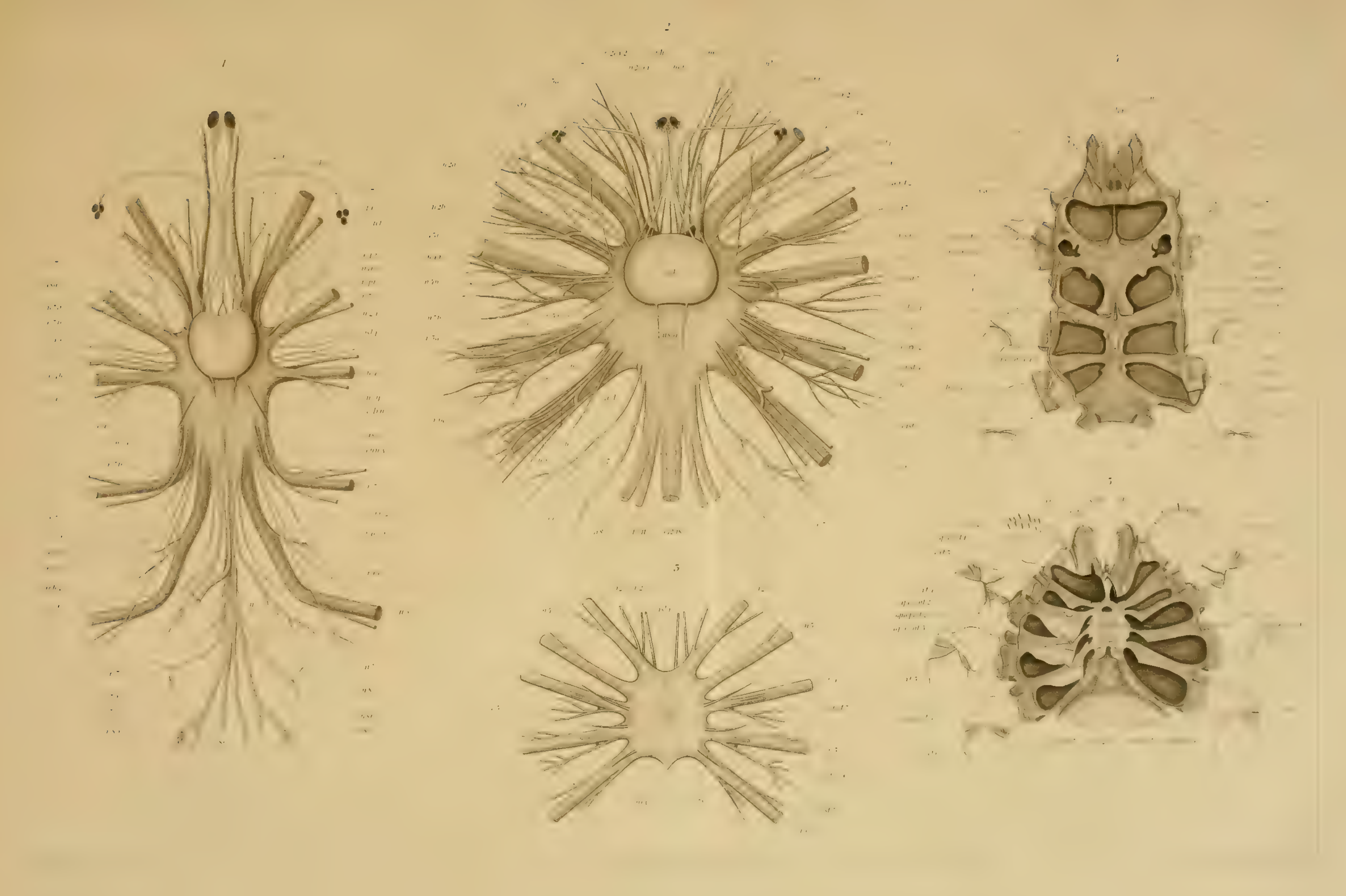
Fig. 98. *Thelyphonus klugi* (Krpln.) ♂. Schnitt durch das Samenreservoir (srsw) und eine angrenzende Partie der seitlichen Samenblase (sblw). In der Nähe derselben ist die Wandung des Samenreservoires verletzt, sonst besteht sie teils aus sehr hohen, teils aus sehr niedrigen Zellen (so unten rechts bei x). Das Innere des Reservoirs ist von den Sekreten der Dorsalschläuche [Reste der Zellkerne (a) und echtes Sekret, letzteres teils körnig (fl. kö), teils fest (fl. st.)] und links von einem Spermatozoenhaufen (spm), die in einer durchsichtigen hellen Flüssigkeit eingebettet sind, erfüllt. Nach einer Photographie. Vergr. 50 mal.

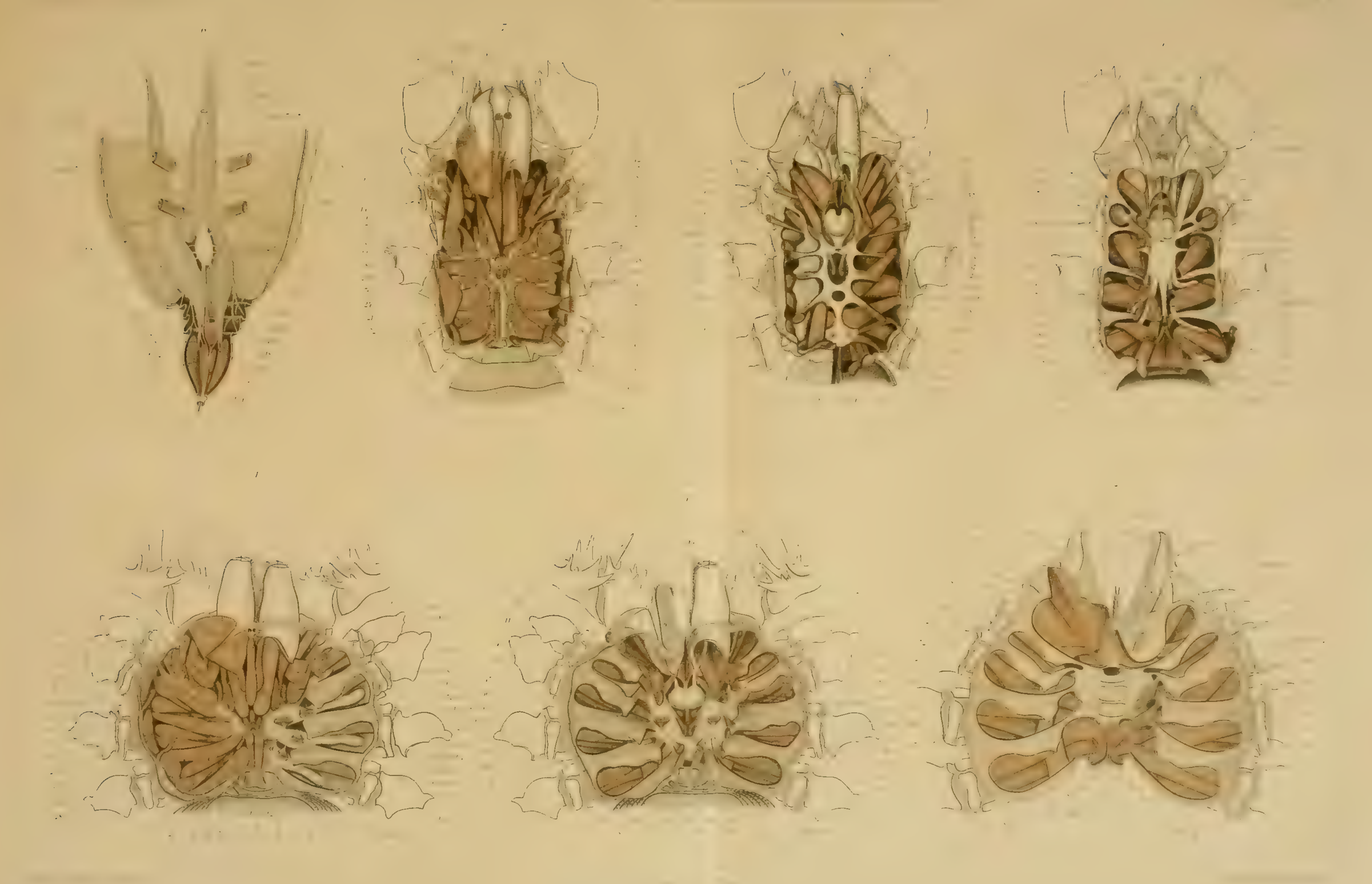
Fig. 99. *Thelyphonus klugi* (Krpln.) 2 Spermatozoen aus dem Receptaculum seminis des Weibchens; wahrscheinlich sind es nur die gedrehten Köpfe derselben. Vergr. 800 mal.

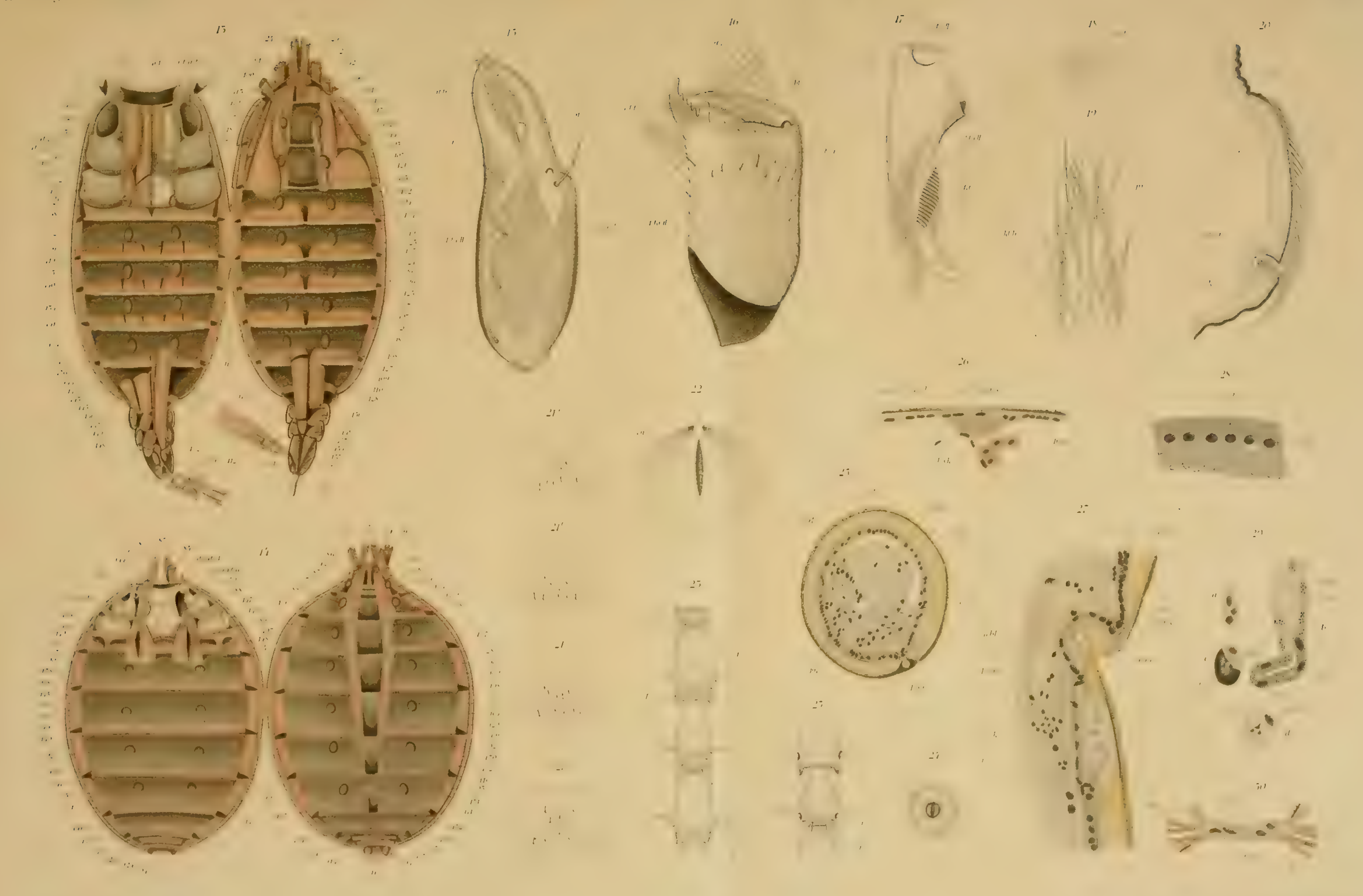
Fig. 100. *Thelyphonus caudatus* (L.) ♀. Schnitt durch ein Receptaculum seminis (rc. sem. w.), welches Spermatozoenballen (spm) und Reste der Sekrete der Dorsalschläuche des männlichen Genitalsystemes (fl. kö) enthält. Nach einer Photographie. Vergr. 200 mal.

Fig. 101. *Thelyphonus klugi* (Krpln.) ♂. Schnitt durch ein Stück der Wandung einer Samenblase; die Zellen sind sehr hoch, ihre Kerne (sblwk) liegen nahe dem Außenrande, für gewöhnlich auf der anderen Seite der Zellen; eine dünne Chitinlamelle bedeckt sie (ch). Vergr. 250 mal.

Fig. 102. *Thelyphonus klugi* (Krpln.) ♂. Schnitt durch einen Teil der Schließlappen der seitlichen Samenblasen (Gonopoden), zur Demonstration des gefaserten Chitins (chfs) derselben. Vergr. 200 mal.

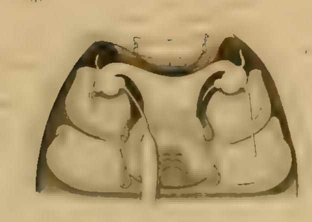
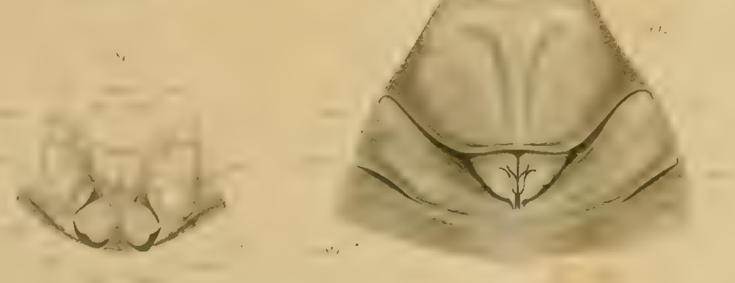






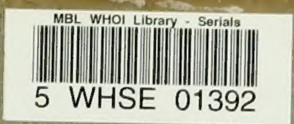







99
100
101
102


MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 01392

